

Beiträge zur Eientwicklung der Culiciden

Der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen
zur Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von
FRIEDRICH KARL MÖLLRING
aus Kleinilsede

19



56

GEORG THIEME VERLAG · STUTTGART

Als Dissertation genehmigt von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen

Tag der mündlichen Prüfung: 20. Juli 1955

Dekan: Universitätsprofessor Dr. Th. Schneider

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. H. J. Stammer

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. W. Neuhaus

MEINEN ELTERN
IN DANKBARKEIT GEWIDMET



Digitized by the Internet Archive
in 2026

A. Einführung

Der *Culex pipiens*-Komplex (Culicidae; Diptera) ist Gegenstand lebhafter Diskussionen, seitdem man gefunden hat, daß es neben der „normalen“ Form, die ohne Blutaufnahme kein Gelege bildet, eine andere gibt, die das erste Gelege aus solchen Substanzen aufbaut, die während der Larvenentwicklung gespeichert werden. In diesem Zusammenhang wird von anautogener und autogener Eibildung bzw. von anautogenen und autogenen Mücken gesprochen. Unabhängig von der Frage, in welchem systematischen Verhältnis beide Formen zueinander stehen, wird in der vorliegenden Arbeit dem Fundamentalunterschied, der Art der Eibildung, und damit der Morphologie des Ovars der beiden Formen nähere Beachtung geschenkt.

Es ist bekannt, daß von den Stechmücken im engeren Sinne (Culicinae) nur die Weibchen Blut saugen, und der Schluß liegt nahe, daß die im Blut aufgenommenen Stoffe, besonders Eiweiß, dazu dienen, die zur Dotterbildung und Eireifung nötigen Substanzen zu liefern. Die Vertreter der zu den Culiciden gehörenden Unterfamilie der Chaoborinae (z. B. *Chaoborus*) haben Mundwerkzeuge, die eine Blutaufnahme gar nicht zulassen; und selbst innerhalb der Unterfamilie der Culicinae kommt ein Tribus (Megarhini mit *Megarhinus*) vor, dessen Imagines zwar einen Saugrüssel besitzen, dieser aber nur zur Aufnahme pflanzlicher Säfte dient. In diesen Fällen leben die Larven jedoch räuberisch, so daß man annehmen kann, daß die von diesen gespeicherten Eiweißnährstoffe in das Imaginalleben übernommen werden und die Weibchen hieraus die Eier aufbauen.

Lange Zeit hindurch sah man bei den blutsaugenden Stechmücken allgemein in der Aufnahme von Blut die unerläßliche Vorbedingung jeglicher Eibildung. Jedoch im Jahre 1912 beschrieb R. O. Neumann erstmalig bei einer Mücke, die normalerweise Blut saugt, *Culex pipiens* L., Eiablage ohne vorhergegangene Blutaufnahme. — Diese autogene Eiablage, die nur von relativ wenigen Stechmücken bekannt ist, stellt ein biologisch interessantes Problem dar. Für dieses Phänomen gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten. Einmal wäre es möglich, daß diese Mücken ihre Fähigkeit, sich autogen fortzupflanzen, nicht verloren haben, als sich die übrigen auf obligatorischen Parasitismus umstellten, daß es sich also um eine alte und ursprüngliche Fähigkeit handelt. Andererseits wäre es auch denkbar, daß die autogenen Mücken unter dem Zwang der Verhältnisse erst sekundär wieder vom Parasitismus unabhängig geworden sind, wobei diese Anpassung möglicherweise durch atavistische Anlagen begünstigt wurde. Gute Gründe sprechen für die letztere Annahme. Dazu gehört auch die Tatsache, daß die autogenen Mücken lediglich ein Gelege ohne Blutnahrung entwickeln können, daß sie aber die Fähigkeit zum Blutsaugen keineswegs eingebüßt haben, sondern nach der Ablage der autogenen Eier ohne weiteres saugen und im Anschluß daran weitere Gelege genau wie anautogene Mücken entwickeln können. Obwohl die autogene Fortpflanzung, soweit man das aus Laboratoriumszuchten schließen kann, für die Arterhaltung genügt, saugen die Mücken unter natürlichen Bedingungen auch gern am

Menschen. Dadurch ist man an verschiedenen Stellen erst auf die Mücken aufmerksam geworden. Ob im Freiland die Mehrzahl der Mücken mit autogener Fähigkeit aus ersten — also autogen gebildeten — oder aus zweiten und folgenden — also anautogen gebildeten — Gelegen stammt, wissen wir nicht. Irgendwelche Unterschiede zwischen den Imagines verschiedener Provenienz sind nicht bekannt.

Nach Neumann erhielt auch Huff (1929) autogene Mücken aus Larven, die mit besonders eiweißreicher Kost gefüttert waren. Weiter hat sich de Boissezon (1929; 1930) mit der Frage der Autogenie bei *Culex pipiens* beschäftigt, auch die Speicherorgane (Fettkörper) untersucht und gut ausgebildete Trophozyten als ständige Begleiterscheinung der Eibildung ohne Blutmahrung angesehen. De Boissezon hat auch später noch den Standpunkt vertreten, daß die Autogenie ausschließlich auf die Larvenernährung, also auf äußere Umstände zurückzuführen sei, ein Standpunkt, der inzwischen ganz aufgegeben worden ist. Roubaud (1929; 1930) prägte dann das Wort „Autogenie“ und unterschied — entgegen de Boissezon — eine autogene von einer anautogenen „Rasse“, deren genetische Verschiedenheit er nachweisen konnte. Letztere ist inzwischen wiederholt bestätigt worden. (Vgl. u. a. Vincent 1933; de Buck 1935; Tate u. Vincent 1936; Weyer 1935; Callot 1947; Laven in Mattingly 1951.) — Weyer (1934b) faßt seine Ansicht über den Einfluß der Larvenernährung auf die Eibildung dahin zusammen: „Die Menge des gebotenen Futters hat Einfluß auf die Zahl der abgelegten Eier, nicht aber auf die autogene Eibildung als solche.“

Diese zunächst physiologische Eigenart innerhalb des *Culex pipiens*-Komplexes drängte zu einer systematischen Formulierung. Wie bereits erwähnt, nahm Roubaud zwei „Rassen“ an und nannte sie *Culex pipiens autogenicus* Roub. und *Culex pipiens pipiens* L. Bald ergab sich jedoch, daß ein von Forskål (1775) in Ägypten beschriebener Culex, der stark den Menschen belästigte, vielleicht mit Roubauds *C. p. autogenicus* identisch sein könnte. Forskål nannte jene Art damals *Culex molestus*, und dieser Name hätte also die Priorität gegenüber dem von Roubaud. Seitdem sind autogene Populationen im *Culex pipiens*-Komplex wiederholt als eigene Art — *Culex molestus* — beschrieben worden (z. B. Marshall u. Staley 1937). Neuerdings ist dem widersprochen worden. Laven (in Mattingly et al. 1951) möchte sie nur als eine Mutante von *C. pipiens* anerkennen, und Mattingly (1952) spricht von einem Biotyp oder bis zu einer endgültigen Regelung indifferenten von einer „Form“. Die Klärung dieser Fragen wird noch dadurch erschwert, daß autogene und anautogene Formen sich teilweise fruchtbar miteinander kreuzen lassen (Laven 1953), so daß wir auch in der Natur keinesfalls immer genetisch reines Material zu erwarten brauchen.

Parallel mit diesen systematischen Erörterungen liefen ständig Untersuchungen über die Unterscheidungsmerkmale. Die Unterscheidung beider Formen war auch aus praktischen Gründen wünschenswert, weil die autogene Form im Gegensatz zu der anautogenen Form häufig den Menschen belästigt. — Die Untersuchungen über solche Unterscheidungsmerkmale sind sehr zahlreich und in der Arbeit von Knight (in Mattingly 1951) zusammengefaßt. Mattingly (1951) nennt es mit Recht „a painful task... to explore the labyrinthine literature on these forms“. — Natürlich suchten die Systematiker besonders nach äußeren morphologischen Merkmalen. Im Laufe der Zeit haben viele Autoren geglaubt, solche gefunden zu haben. Der Siphonalindex (Verhältnis Länge : Breite) der Larven des 4. (letzten) Stadiums galt schließlich als einziges leichtlich verlässliches Merkmal, aber Laven (mündl. Mitt.) fand auch Fälle, wo dieses Merkmal zur Unterscheidung völlig versagte.

Brauchbarer schienen Unterschiede in der Bionomie. Für die autogenen Imagines fand man folgende Eigenschaften: „Homodynamie“ (unvollständige Hibernation) (Roubaud 1929/30), „Stenogamie“ (kein Hochzeitsflug, daher Begattung auch in engen Glastuben) (Callot 1937; Marshall 1938) und „Anthrophilie“ (Bevorzugung von menschlichem vor anderem, z. B. Vogelblut), für die Larven: „Euryhalie“ (größere Toleranz gegenüber im Aufzuchtmedium gelösten Elektrolyten) sowie Bevorzugung höherer Konzentrationen von organischen Trübstoffen und Ammoniakverbindungen (Roubaud-Gaschen 1932; Iobling 1938). — Für die anautogenen Mücken galten als Merkmale die entsprechenden Gegensätze Heterodynamie, Eurygamie, Ornithophilie und Stenohalie.

Lange Zeit hindurch wurden diese Unterschiede in der Bionomie als absolut sicher betrachtet, doch haben weitere Beobachtungen gezeigt, daß diese Ansicht nicht mehr aufrecht zu erhalten

ist. So existieren z. B. unter den im Hamburger Tropeninstitut ständig gezüchteten Stämmen zwei, die anautogen und trotzdem stenogam sind (ein *Culex pipiens*-Stamm aus Illinois, USA, und ein nordafrikanischer *Culex pipiens*-Stamm). Die Stenogamie ist übrigens die Voraussetzung für die Laboratoriumszucht, denn bei eurygamen Mücken erfolgt in der Gefangenschaft normalerweise keine Begattung.

Die Feststellung, ob eine im Freien gefangene Mücke autogen oder anautogen ist, konnte daher nur dadurch getroffen werden, daß man sie im Labor weiterzucht und abwartet, ob die erste Filialgeneration autogen ist oder nicht.

Die Autogenie selbst steht also auch im Rahmen der systematischen Erörterungen immer noch im Vordergrund. Daher wurde die autogene Eibildung als solche von mir näher untersucht und in Parallele zur anautogenen analysiert. Hiermit verknüpft wurde die Suche nach einem Unterscheidungsmerkmal zwischen autogenen und anautogenen Formen, das ich im Ovar vermutete.

Meine Aufgabe bestand also zunächst darin, Larven der beiden Formen unter gleichen Bedingungen aufzuziehen und die Ovarien der aus den Puppen gewonnenen Weibchen zu vergleichen. — Der erste Teil der Arbeit beschäftigt sich mit der Histologie bzw. Zytologie der Follikel sowie mit der Eibildung. Im zweiten Teil wird geprüft, ob Ovariolenzahlen und Körpermaße (Flügelänge) morphologische Unterscheidungsmerkmale der Imagines abgeben können. — Zum Vergleich wird kurz auf die Eibildung von *Dixa*, *Chaoborus*, *Mochlonyx*, *Aedes annulipes* und *Anopheles* eingegangen.

B. Material und Untersuchungstechnik

I. Beschaffung des Materials

Bei meinen Untersuchungen an *Culex* habe ich mich auf den Vergleich solcher Stämme beschränkt, bei denen die Autogenie bzw. Anautogenie voll ausgeprägt war. Das muß betont werden, weil zwischen Autogenie und Anautogenie auch Zwischenstufen vorkommen. —

Die Beschaffung des anautogenen Materials ist nicht schwierig, da der größte Teil aller *Culex pipiens*-Mücken, die bei uns in ländlicher Gegend an kalten, gerade noch frostfreien Stellen überwintern, anautogen sein dürfte. Man holt diese begatteten Weibchen während der Überwinterungszeit ins Laboratorium und hält sie in einem Gazekäfig. Sofortige Versuche, sie zum Saugen zu bringen, sind durchweg erfolglos, jedenfalls wenn das Hereinholen vor Mitte Februar erfolgt. Die Überwinterungsstimmung muß erst überwunden werden, was nach etwa 14tägigem Aufenthalt in einem warmen Raum ($t = 20^{\circ} \text{C}$) mit genügender Luftfeuchtigkeit geschehen ist. Der beschleunigte Abbau des Fettkörpers mag dazu seinen Beitrag leisten. Alsdann saugen die Mücken recht gut z. B. am Kanarienvogel, der in einem kleinen Bauer über Nacht in den Mückenkäfig eingesetzt wird. Einige Tage danach erhält man die Gelege. Eine Gewähr dafür, daß die hieraus schlüpfenden Larven anautogene Tiere ergeben, besteht vorläufig noch nicht. Es ist durchaus möglich, daß auch ein autogenes *Culex*-Weibchen mit eingefangen wurde, gesogen und abgelegt hat. Die Gewißheit, daß wirklich anautogenes Material vorliegt, besteht erst dann, wenn die aus den Gelegen schlüpfenden Mücken nicht autogen ablegen. Zur Vereinfachung und beschleunigten Diagnose kann man auch die Eizahl pro Gelege mit heranziehen (vgl. S. 22f.).

Die zu den Untersuchungen verwendeten nichtautogenen *Culex*-Mücken wurden entweder in den Außenbezirken von Hamburg (Nähe Flughafen, Lattenkamp, Wilhelmsburg), in Cuxhaven oder in dem Dorfe Kleinilsede (zwischen Hannover und Braunschweig) aus der Überwinterung gefangen.

An autogenen Mücken hatte ich eine reiche Auswahl. Seinerzeit wurden im Tropeninstitut Stämme verschiedener Herkunft gehalten, die alle niemals Gelegenheit zum Saugen erhielten und also rein autogen waren. Ich wählte folgende Stämme: 1. Stamm London (Londoner Untergrundbahn; Shute). 2. Stamm Oggelshausen (Dorf gleichen Namens am Federsee; Laven). 3. Stamm Dremmen (Dorf gleichen Namens 30 km nördlich von Aachen; Laven).

Das Material für die Culicidenarten außerhalb der Gattung *Culex* wurde meistens auf die Weise beschafft, daß Larven gefangen und daraus Imagines aufgezogen wurden. Für das zeitliche und biotopmäßige Auftreten der Larven in der Umgebung von Erlangen erhielt ich manche Hinweise aus der Arbeit von von Wissel (1951).

II. Aufzuchtmethoden

Die Zuchtbedingungen wurden so gewählt, daß eine optimale Entwicklung gewährleistet war. Die *Culex*-Gelege wurden in kleinen Gläschen von 1 cm Durchmesser zum Schlüpfen angesetzt. Darauf kamen die jungen Larven in Glasschalen von $\frac{1}{2}$ Liter Inhalt (sog. Milchsatten), die mit Leitungswasser gefüllt wurden. In den meisten Fällen war es erforderlich, die Anzahl der Larven pro Kulturschale zu kennen. Das Auszählen der kleinen Larven wurde mit einer besonders angefertigten feinen Pipette durchgeführt.

Um Übervölkerung zu verhüten, wurden die obengenannten Schalen meistens mit nur je 20 Larven besetzt. Die für die beabsichtigten Versuche nötigen gleichen Aufzuchtbedingungen wurden entweder dadurch erreicht, daß die Larven in Parallelschalen gleiche Futtermengen bekamen oder aber in größeren Schalen durcheinandergemischt wurden („Mischzuchten“).

Gefüttert wurden die Larven mit trockenem, im Mörser gemahlenem Brot. Dieses Futter hat sich bei den Zuchten des Hamburger Tropeninstituts, die teilweise schon mehrere Jahre laufen, bestens bewährt. Die Temperatur betrug im Aufzuchttraum bei den *Culex*-Zuchten konstant 23°C ($\pm 1^{\circ}$), bei den übrigen etwa 20°C . Wenn die Futtermenge richtig dosiert wurde, war eine Wassererneuerung bis zur Verpuppung nicht erforderlich. Der pH-Wert betrug im Durchschnitt 7,8 (Werte einer Meßreihe 6 verschiedener Aufzuchtsschalen: 7,65; 7,70; 7,80; 7,80; 7,87; 8,10. Diese Messungen wurden in der Virusabteilung des Tropeninstituts durchgeführt).

Bei den Versuchen über die Entwicklungsdauer wurden die Werte der graphischen Darstellung (Abb. 1) dadurch gewonnen, daß die Exuvien, die leeren Larvenhäute, mit einer Insektennadel im Holzheft zweimal am Tage abgesammelt wurden. Die Puppen kamen aus den Kulturschalen in besondere Schlüpfgläser: Marmeladengläser, die zu einem Drittel ihrer Höhe mit Wasser gefüllt und oben mit Moskitogaze abgeschlossen waren.

III. Untersuchungstechnik

Zur Untersuchungstechnik beim Studium der Ovarien ist folgendes zu sagen: Die normalerweise gebräuchliche und zweifellos genaueste Untersuchungsmethode ist die des histologischen Schnittes. Ursprünglich war daher auch beabsichtigt, von den fraglichen Altersstadien der Weibchen beider Formen Schnittserien herzustellen. Um einen Überblick über den Aufbau des Ovars zu bekommen, wurden zuerst frisch herauspräparierte Organe in physiol. Kochsalzlösung untersucht, andere fixiert und in toto mit Boraxkarmin gefärbt. Dabei stellte sich heraus, daß der Entwicklungsstand der Follikel gleichalter Individuen eine gewisse Variationsbreite zeigte. Um zu sicheren Ergebnissen zu kommen, hätte man also in allen wichtigen Altersstadien von einer größeren Zahl Tiere Schnittserien anfertigen müssen. — Da mir nun die Totalpräparation wegen ihrer Anschaulichkeit sehr zusagte und mich die Schnitte (Carnoy, Hämatoxylin-Eosin) in dieser Hinsicht etwas enttäuschten, suchte ich nach einer Möglichkeit zur direkten Untersuchung des Ovars, zumal man auf diese Weise eine größere Menge Material verarbeiten konnte. Angeregt durch eine Bemerkung Hechts (1933; p. 26): „... ist jedoch nicht gesagt, daß nicht irgendwelche Besonderheiten des Eizellkerns bereits eine Unterscheidung von den Nährzellen auf gefärbten Schnitten vielleicht ermöglichen ließen“, erinnerte ich mich daran, daß es zur Untersuchung von Zellkernen seit der Entdeckung Zernikes (1935) eine Methode gibt, die die Anwendung *in vitro* erlaubt: diejenige mit Hilfe des Phasenkontrastverfahrens.

Ein Versuch bestätigte: Die Follikel des Ovars, die von Nath (1924) und Nicholson (1921) als schwieriges histologisches Objekt bezeichnet wurden (wegen der Sprödigkeit des Dotters in fortgeschrittenen Stadien), zeigten im Phasenkontrastbild hervorragend gute Kontraste. Normalerweise war es möglich, die Zellen — auch in den jüngsten

Follikeln — zu zählen, die Kerne der Ei- und Nährzellen zu messen sowie besonders den Zustand der Nukleoli der Nährzellkerne zu studieren. Diese Untersuchung — zusammen mit der Zählung und Messung der Follikel als Ganzes sowie die der Dotterablagerung (die allein übrigens noch besser im Dunkelfeld bzw. bei schiefer Beleuchtung zu sehen ist) — schien ausreichend für den Vergleich der Ovarien beider *Culex*-Formen und als ein vollwertiger Ersatz für die gebräuchliche histologische Methode. Den Verzicht auf die Möglichkeit, auch den Oozytenkern laufend beobachten zu können (die zunehmende Dotterbildung verhindert das sehr bald), glaubte ich verschmerzen zu können. Diesem war — mit seiner merkwürdigen Kernverästelung — in den Arbeiten von Nath (1924), Nicholson (1921) und Bauer (1933) bereits besonders eingehende Beachtung geschenkt worden. Außerdem erschien es höchst unwahrscheinlich, daß ein Unterschied gerade in Form und Größe dieses Follikelteils liegen sollte.

Die Ovarien wurden bei *Culex* und den übrigen Gattungen unter dem Präpariermikroskop herauspräpariert. Nach Betäuben der Mücken mit Chloroform wurde das Abdomen abgetrennt und dann mit zwei zu Haken gebogenen, gefaßten Insektennadeln in physiol. Kochsalzlösung aufgerissen. Nach einiger Übung findet man leicht die Ovarien, die durch ihre auffallend gute Tracheenversorgung gekennzeichnet sind. Das Ovar wurde bei 16facher Vergrößerung zerzupft und dann kleinere Gruppen von Follikeln unter dem Phasenkontrastmikroskop untersucht.

So bestechend diese Methode auf den ersten Blick aussah, so zeigten sich doch auch bald Nachteile. Da das Objekt nicht fixiert wurde, mußte damit gerechnet werden, daß nach nicht allzu langer Zeit Zersetzungserscheinungen und Artefakte auftreten würden. Auf jeden Fall reichte die Zeit aber nicht aus, um genauere Zeichnungen zu machen. Nur eine andere Möglichkeit der Fixierung war gegeben: die des optischen Bildes durch den photographischen Film.

Aus wirtschaftlichen Gründen kommt für solche Arbeiten von vornherein nur der Kleinbildfilm (35 mm) in Frage. Die Art des Arbeitens verlangte, daß — wenn ein Weibchen beim Schlüpfen beobachtet wurde — innerhalb von wenigen Minuten eine Aufnahme gemacht werden konnte. Um jederzeit photographieren zu können, benutzte ich eine Kleinbildkamera mit Spiegelreflexvorsatz. Beides zusammen wurde auf dem Geradtubus des Phakomikroskops (Zeiss-Standard) befestigt und konnte mit einem Griff gegen den binokularen Beobachtungs-(Schräg-)tubus ausgetauscht werden. Die eingebaute Beleuchtung dieses Mikroskoptyps garantierte — nach durch einmalige Probeaufnahmen festgelegter Belichtungszeit — immer gleichmäßig gedeckte Negative. Normalerweise wurde pandromatischer Film von 17/10° DIN Empfindlichkeit verwendet (Adox KB 17), für höhere Schärfenansprüche (und Ausschnittvergrößerungen) nahm ich Dünnschichtfilm von 12/10° DIN. Entwickelt wurde in Feinkorn- und Ausgleichentwickler nach Tabelle. — Um einen Anhalt für die Belichtungszeit zu geben, sei gesagt, daß bei Objektiv 40:1 und Okular 8×, Phasenkontrasteinstellung und Beleuchtungstransformator auf 5 Volt eingestellt, der 17/10-Film je nach Dichte des Objekts $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ Sekunde lang belichtet wurde.

C. Hauptteil

I. Vorversuche

Vorversuche sollten dazu dienen, die Menge des für eine optimale Entwicklung benötigten Futters zu bestimmen und ferner über die Entwicklung der *Culex*-Larven einige Daten und Anhaltspunkte zu gewinnen.

a) Optimale Futtermenge

Es wurde angestrebt, das Wasser in den Kulturschalen während der ganzen Entwicklung nicht zu wechseln, weil die nahrhafte Mikrobiotie erhalten bleiben sollte. Da jedoch zu reichliche Futtergaben das Wasser faulig werden lassen, mußte die optimale Futtermenge ermittelt werden. Das geschah auf die Weise, daß mit verschiedenen Futter-

mengen je 3 Schalen mit 500 ccm Inhalt und 40 frisch geschlüpften Larven angesetzt wurden. In dem Falle, wo einmalig 100 mg trockenes, gemahlenes Brot gegeben wurde, erreichten von 120 eingesetzten Larven 117 das 4. (letzte) Stadium, und das Wasser blieb klar. Bis zur Verpuppung wurde noch einmal die gleiche Menge gegeben.

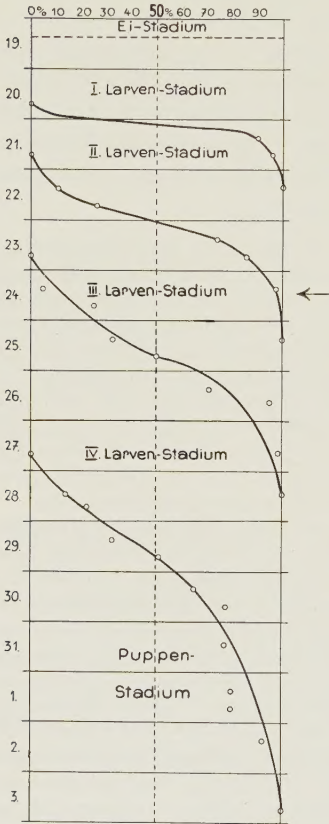


Abb. 1. Graphische Darstellung der Larvenentwicklung in 5 Zuchtschalen mit je 20 Tieren. Oben die Prozentzahlen, links die Zeitkoordinate (Datum). Beispiel (←): Am 24. um 9 Uhr morgens waren 3% der Larven im II., 5% im IV. und der Rest im III. Stadium.

b) Verlauf der Larvenentwicklung

Um den Verlauf der Entwicklung, besonders die zeitliche Aufteilung der einzelnen Larvenstadien, kennenzulernen, wurden in 6 Zuchtschalen von 500 ccm Inhalt je 20 Larven von nichtautogenen *Culex*-Mücken (über Entwicklung autogener Larven vgl. S. 24) aufgezogen. Zweimal täglich wurden die Exuvien abgesammelt und die Prozentzahlen der Larven, die sich gehäutet hatten, als Funktion der Zeit aufgetragen. Eine der Schalen mußte ausscheiden, weil die Entwicklung darin sehr ungleichmäßig war. Von den restlichen 5 wurde der Durchschnitt errechnet und in der graphischen Darstellung (Abb. 1) aufgezeichnet. Man sieht, daß die Dauer der einzelnen Stadien immer größer wird, je weiter die Entwicklung fortschreitet. Dann fällt auf, daß sich der Übergang von einem Stadium zum nächsten auseinanderzieht, je länger die Entwicklung dauert. So erfolgt der Übertritt vom Ei- zum ersten Larvenstadium fast schlagartig innerhalb einer Minute, während der vom 4. Larven- zum Puppenstadium sich auf 7 Tage hinzieht. Das scheint darauf hinzudeuten, daß selbst innerhalb einer Schale die Bedingungen so unterschiedlich sind, daß dadurch Differenzen in der Entwicklungsgeschwindigkeit zustande kommen. Zu berücksichtigen ist jedoch, daß die Entwicklungszeit der Männchen etwa 1½ Tage kürzer ist als die der Weibchen und dadurch diese Protandrie die Schlüßspanne in 2 Teile geteilt wird, der Unterschied also nicht mehr so groß ist. (Übersicht über die Gesamtentwicklung siehe Abb. 15.)

II. Anautogene und autogene Eibildung

a) Die unterschiedliche Größe des Fettkörpers

Gekoppelt mit der autogenen Eibildung ist ein besonders gut ausgebildeter Fettkörper. Um mich von der unterschiedlichen Größe des Fettkörpers zu überzeugen, hielt ich Larven von nichtautogenen und autogenen *Culex*-Mücken in mehreren Parallelschalen bei genau gleicher Ernährung, um anschließend den Fettkörper zu vergleichen.

Bei den Imagines des autogenen *Culex* erscheint normalerweise schon mit bloßem Auge das Abdomen durch den größeren Fettkörper dicker und — bei frischen Tieren —

glasiger als bei nichtautogenen *Culex*-Mücken. — Bei den Larven ist der Unterschied äußerlich weniger auffällig. Um hier den Fettkörper zu untersuchen, versuchte ich die Tiere der Länge nach aufzuschneiden, um sie dann „aufklappen“ zu können. Das war jedoch — infolge der Weichheit des Körpers und der Härte der Chitinmembran — auch mit dem schärfsten Starmesser nicht ohne weiteres möglich. Die inneren Teile wurden durch die unvermeidliche Deformation beim Schneiden zerstört. Schließlich hatte ich mit folgender Methode Erfolg: Die Larven wurden auf einem Uhrgläschen mit Äthylchlorid gefroren, in diesem Zustand mit einem Skalpell geritzt und dann aufgetaut. So konnten die Larven — bei unbeschädigtem Innern — geöffnet und der Darmtrakt in der ganzen Länge herausgenommen werden. Bei Tieren, die vorher in toto gefärbt waren, ließ sich dann der Fettkörper gut studieren. Seine unterschiedliche Ausbildung bei den Larven des 4. Stadiums von autogenen und nichtautogenen Mücken trat deutlich hervor. Nach Wigglesworth (1942) sind jedoch auch andere Organe als Reservespeicher von Bedeutung, so daß der Vergleich der Reservestoffe nicht allein nach dem Umfang des Fettkörpers erfolgen kann.

b) Der äußere Ablauf der autogenen Eientwicklung

Mit Rücksicht darauf, daß die Larven des autogenen *Culex* während ihrer Entwicklung einen größeren Fettkörper ausbilden, könnte man erwarten, daß ihre larvale Entwicklungszeit gegenüber der des nichtautogenen länger ist. Jobling (1938) hat in Versuchen, die diese Frage klären sollten, keine Unterschiede in der Entwicklungsdauer gefunden. Diesen Befund kann ich nicht bestätigen. Es wurde ein Vergleichsversuch angesetzt mit Larven von nichtautogenen Mücken aus Wilhelmsburg und von autogenen vom Stamm London. Die Larven der beiden Formen schlüpften am 3. 11. morgens aus dem Ei und wurden in je 4 Schalen (500 ccm) aufgezogen, deren jede 20 bis 22 Tiere enthielt. Nach Abschluß der Larvenentwicklung wurden die Puppen zweimal täglich abgesammelt. Tabelle 1 zeigt das Ergebnis, oben das Datum, darunter die Zahl der Puppen aus den einzelnen Schalen.

Tabelle 1									
Datum	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.
Nichtautogen									
Schale I	5	10	4	1					
Schale II		4	6	3	6	1			
Schale III	2	4	6	2	4				
Schale IV	1	8	7	3					
Gesamtzahl	8	26	23	9	10	1			
Autogen									
Schale I			2	2	12	2	2		1
Schale II			5	5	6	3	2	1	
Schale III			3	5	3	3	3	1	
Schale IV			3	8	10	1			
Gesamtzahl			13	20	31	9	7	2	1

Diese Tabelle zeigt, daß die Maxima der Anzahl Larven, die ihre Entwicklung beendet haben, $2\frac{1}{2}$ bis 3 Tage auseinanderliegen. — Auch in Mischzuchten kann man beobachten, daß zuerst die Weibchen mit schlankerem Abdomen (nichtautogen), später diejenigen mit dickerem Abdomen (autogen) schlüpfen.

Daß es in schlecht ernährten Kulturen von autogenen Mücken nicht zur hundertprozentigen Eiablage kommt, ist bekannt (vgl. Weyer 1935). Die Larvalernährung hat jedoch nur einen quantitativen Einfluß auf die autogene Eibildung insofern, als mit Verschlechterung der Ernährungsbedingungen die Zahl der Gelege sinkt, d. h. daß nicht alle Weibchen Eier ablegen. Eine Frage von grundsätzlicher Bedeutung ist die, ob bei autogenen Mücken in jedem Falle die autogene Eibildung zumindest einsetzt. Zur Klärung dieser Frage habe ich den Hungerversuch von Weyer (1934 b) und de Buck (1935) in verschärfter Form wiederholt. Etwa 50 Larven vom Stamm London wurden in einer Schale von $\frac{1}{2}$ Ltr. Inhalt angesetzt. Sie bekamen in den ersten drei Tagen gar kein Futter und später nur Spuren. Der größte Teil der Tiere ging ein und wurde abgesogen, um zu vermeiden, daß das Endergebnis durch „Kannibalismus“ verfälscht werden konnte. Die restlichen Larven zeigten auffallende Veränderungen durch diese extrem ungün-

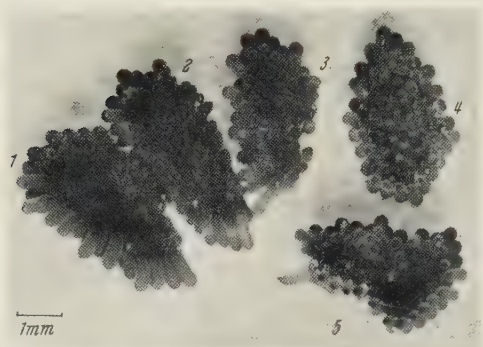


Abb. 2. 5 aus Reservestoffen (autogen) gebildete Gelege von *Culex*-Weibchen, die aus normal ernährten Massenzuchten stammen.

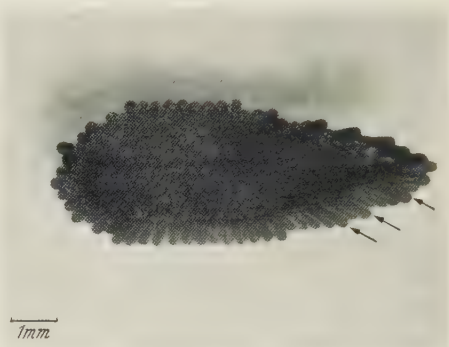


Abb. 3. Typisches aus einer Blutmahlzeit gebildetes Gelege eines nichtautogenen *Culex*-Weibchens. Die Pfeile deuten auf die Augenflecken der Embryonen.

stigen Verhältnisse: der Darm, der normalerweise ein gerades Rohr darstellt, war verlängert und zu einer Wellenlinie gestaucht. Fast noch stärker war die Verlängerung der beiden Tracheenlängsstämme, die außerdem seitlich komprimiert erschienen. Aus diesen Larven erhielt ich 4 Weibchen. Es waren Kümmerformen von nur 3,62 mm Flügellänge (Normalwert: 4,43 mm). Nach 8 Tagen wurden die Tiere präpariert und zeigten fast vollkommen entwickelte, ablagereife Eier.

Natürlich darf man diese Beobachtung nicht ohne weiteres verallgemeinern. Im Laufe meiner Untersuchungen wurden jedoch annähernd 500 autogene Weibchen präpariert und in keinem einzigen Falle ein Ovar gefunden, wo nicht wenigstens in einigen Follikeln die autogene Eibildung begonnen hätte. Ich möchte daraus schließen, daß bei autogenen *Culex*-Weibchen — gleichgültig, unter welchen Bedingungen sie aufwachsen — die autogene Eibildung regelmäßig einsetzt. Die Art der Larvenernährung entscheidet dann, ob das Gelege im Ovar fertig entwickelt und abgelegt wird und auch, wie groß dieses Gelege ist.

c) Eizahlen pro Gelege

Die Größe des ersten, autogenen Geleges autogener *Culex*-Mücken wird naturgemäß begrenzt durch die vorhandenen Reservestoffe und damit letztlich durch die Larven-

ernährung. Aus normalen, gut ernährten Zuchten stammen die Gelege der Abb. 2, die etwa 60—80 Eier pro Gelege enthalten. In Hungerzuchten ist es jedoch nicht selten, daß winzige Gelege von 5—15 Eiern zur Ablage kommen. Die Anordnung ist, wie man sieht, sehr häufig unregelmäßig. Bei den Gelegen 3, 4 und 5 lassen sich die sonst üblichen Längsreihen schwer verfolgen. Die mit 4 und 5 bezeichneten Gelege stellen den häufigsten Typ in den großen, normal ernährten Massenzuchten dar. Die Gelege 1 und 2 erinnern in ihrer regelmäßigen Form an solche von autogenen Mücken, die nach Blutnahrung abgelegt werden; nur sind diese anautogenen Gelege größer und enthalten 90—150 Eier.

Die Gelege von nichtautogenen *Culex pipiens* — die ja immer nur nach Blutnahrung gebildet werden — sind gewöhnlich von regelmäßiger Form. Die Eizahl liegt wohl niemals unter 150, der Durchschnitt bei 250—300, jedoch kommen auch Gelege mit über 500 Eiern vor (Jobling 1938). — Ein typisches Gelege eines nichtautogenen *Culex*-Weibchens zeigt Abb. 3. Bei einigen Eiern erkennt man bereits die Augenflecken der Embryonen (Hinweispeile).

Die Tatsache, daß autogene *Culex*-Mücken auch nach Blutnahrung niemals so große Gelege bilden wie nichtautogene *Culex pipiens*, veranlaßte Knight (Mattingly et al. 1951, p. 355 bzw. 359), diesen Unterschied als „morphologisches Merkmal“ anzuführen. Anderer Ansicht ist Mattingly selbst (l. c. p. 358), und zwar aus folgendem Grunde: Die Angaben über unterschiedliche Eizahlen bei beiden *Culex*-Formen nach Blutnahrung stammen hauptsächlich von Jobling (1938). Wie bereits erwähnt, gehört zur autogenen Form eine gewisse Anthropophilie, zur nichtautogenen dagegen eine größere Ornithophilie. Andere Autoren (Roubaud-Mezger 1934; Woke 1937) haben gefunden, daß die Eizahl bei der gleichen Art nach Vogelblut zwei- bis dreimal so groß ist wie nach Säugetierblut. Da nicht genau feststeht, ob Jobling (l. c.) gleiche Blutarten verwandt hat, ist Mattingly skeptisch und meint, daß die „differences with respect to size of egg raft noticed by Jobling may perhaps be treated as a biological character“. — Doch auf Seite 377 derselben Arbeit (Mattingly et al. 1951) schreibt Christophers — neben den Angaben von Tate u. Vincent (1936) —: „Dr. Tate also tells me that he feels sure (im Original nicht gesperrt) the autogenous form fed on birds' blood does not lay the large egg rafts of the order of 300—400 eggs.“ — Diese Vermutung kann bestätigt werden, denn im Tropeninstitut wurden zur Fütterung sowohl von autogenen als auch anautogenen *Culex*-Mücken ausschließlich Kanarienvögel verwandt. Die autogene Form legt danach Gelege ab, die niemals so groß sind wie die von anautogenen Mücken (s. unten). Eine gewisse Garantie für Anautogenie hat man, wenn man Gelege aussucht, die nicht unter 300 Eier enthalten. Ob diese Schnelldiagnose in allen Fällen verlässlich ist, müssen weitere Versuche erst beweisen.

d) Vergleich der autogenen und anautogenen Entwicklung

Die Entwicklung bei den autogenen und anautogenen Mücken verläuft in folgenden Linien. (Alle Angaben haben eine Temperatur von 23 °C zur Grundlage; Verzögerungen in der Larvenentwicklung sind möglich und hier nicht berücksichtigt.)

1. Anautogene Form

Aus dem Gelege schlüpfen nach 1³/₄ bis 2 Tagen die jungen Larven. Von diesem Zeitpunkt an dauert es 9—13 Tage, bis die Larven verpuppt sind. Das Puppenstadium er-

fordert weitere 2 Tage. Danach schlüpfen die Imagines, zuerst die Männchen, dann die Weibchen. Die Weibchen bilden erst nach der Blutaufnahme ein Gelege aus. $4\frac{1}{2}$ Tage nach der Mahlzeit erfolgt die Ablage des Geleges, das 150—400 Eier umfaßt.

2. Autogene Form

Die nach $1\frac{3}{4}$ bis 2 Tagen schlüpfenden Larven benötigen 11—16 Tage zur Verpuppung und akkumulieren dabei größere Mengen Fett als die Larven der nichtautogenen Form. Die nach 2 Tagen Puppenruhe schlüpfenden Weibchen entwickeln selbsttätig und ohne Nahrung aufzunehmen ein Gelege, das nach 5—6 Tagen abgesetzt wird und 50—100 (durchschnittlich 70) Eier enthält. Danach sind die Reservestoffe verbraucht und das Weibchen ist nun erst nach Blutaufnahme in der Lage, weitere Gelege zu bilden, die um 50% bis höchstens 100% größer sind als die autogenen. Die Bildung dieser 2. und folgenden Gelege erfordert dieselbe Zeit wie bei anautogenen Mücken: $4\frac{1}{2}$ Tage.

e) Der histologische Ablauf der Eientwicklung

1. Allgemeiner Bau des Ovars

Die Ovarien liegen in der Imago im hinteren Drittel des Abdomens als länglich-ovale, paarige Organe. Um einen zentralen Hohlraum, den Eikelch, sitzen wie Beeren an einer Traube auf den Eistielen die Ovariole (Abb. 4). Die Eikelche beider Ovarien verbinden sich über die paarigen Ovidukte zum Oviductus communis, der, nach Aufnahme des Ductus receptaculi, nach außen mündet. Der deutsche Name Eiröhre für Ovariole ist bei *Culex* kaum gerechtfertigt, denn während die Ovariole in anderen Overtypen aus einer mehr oder weniger langen, oft perlschnurartigen Reihe von Eikammern (= Follikeln) bestehen, sind hier gewöhnlich nur zwei, selten (kurz vor Ablage eines Geleges)

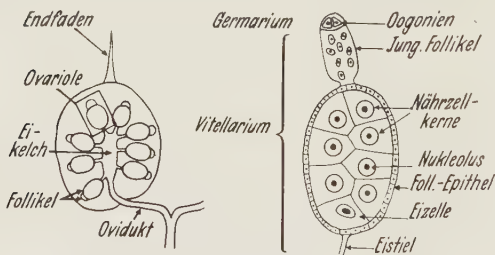


Abb. 4. Schematische Übersicht über ein Ovar (links) und eine Ovariole (rechts).

drei Follikel vorhanden. Die Eiröhre wird hier also im wesentlichen durch eine ovalrunde „Beere“, den älteren Follikel, gebildet, auf dem eine mehr oder weniger große „Kappe“ sitzt, der jüngere Follikel. Jeder Follikel (= Eianlage) bildet eine Gruppe von 8 großen Zellen, die von einer Schicht kleinerer Zellen, dem Follikel-epithel, umgeben wird. Der jüngste Follikel hat noch kein Epithel, enthält

aber außer den 8 großen noch eine Anzahl (häufig zwei) unregelmäßiger kleinerer Zellen: die Oogonien, also das Keimlager (= Germarium). — Die dem Eistiel nächstgelegene Zelle jedes Follikels ist die Eizelle (genauer: die Oozyte I. Ordnung), die restlichen 7 Zellen sind die Nährzellen. Die Eibildung erfolgt also nicht allein durch das Follikel-epithel wie bei Orthopteren, Odonaten usw. (follikuläre Eibildung), sondern unter Mitwirkung der Nährzellen. Es handelt sich um einen nutritiven polytrophen Ovarientyp, weil jeder Follikel seine eigene Nährkammer hat.

2. Das Ovar der Puppe

Das Ovar der jungen Puppe, die gerade die letzte Larvenhaut verlassen hat und noch nicht ausgefärbt ist, enthält Ovariole, die noch nicht rund, sondern länglich-oval sind. Das Verhältnis Breite : Länge liegt meist zwischen 1 : 3 und 1 : 4. Die Schläuche

sitzen also rund um den Eikelch herum und haben die Größe $20\mu \times 72\mu$ (weitere häufige Werte: $24\mu \times 80\mu$; $20\mu \times 64\mu$).

In den Ovariolen erkennt man Zellkerne von 8 bis 12μ Durchmesser (Durchschnitt $9\mu \Phi$), die meist in der Anzahl 10 vorhanden sind und recht unregelmäßige Umrisse zeigen: dreieck-, rechteck- und polyederartige Formen. Mitunter finden sich mehrere Nukleoli. Am distalen Ende fallen häufig zwei besonders große Zellkerne auf.

Neben diesen kommen wesentlich kleinere Kerne vor, die $3-6\mu$ im Durchmesser groß sind. Es scheinen die Kerne des späteren Follikelepithels zu sein. Ihre genaue Zahl ließ sich nicht feststellen.

Die Verhältnisse scheinen hier also so zu liegen: Im Follikel der jungen Puppe befinden sich nebeneinander 1. eine Gruppe von größeren Zellkernen generativen Ursprungs, von denen eine die Eizelle, 7 andere zu Nährzellen werden und 2 als Oogonien das Keimlager bilden; 2. eine Gruppe von kleineren Kernen somatischen Ursprungs (Heymons 1892), die zu Follikelepithelzellen werden. Beide Zellarten liegen jetzt noch durcheinander. Eine Sonderung derart, daß die kleineren peripherwärts streben und sich zu einem Epithel zusammenschließen, muß im Laufe der Puppenruhe erfolgen, denn beim frisch geschlüpften Weibchen ist sie bereits vollendet (s. u.).

Eine Differenzierung von Eizellkern und Nährzellkern unter den größeren Kernen ist in der Ovariole der jungen Puppe noch nicht erkennbar.

Ein Unterschied zwischen den Follikeln autogener und nichtautogener Mückenweibchen besteht auf diesem Stadium der Entwicklung noch nicht. Die Beschreibung trifft also sowohl auf die Ovarien der einen als auch auf die der anderen Form zu.

3. Das Ovar der frisch geschlüpften nichtautogenen *Culex* Imago

Die Ovariolen eines frisch geschlüpften nichtautogenen *Culex*-Weibchens sind etwas größer als die der Puppe: $28 \times 60\mu$; $48 \times 72\mu$; $40 \times 60\mu$; aber ihre Form ist nicht mehr gestreckt, sondern oval. In den meisten Fällen besteht eine Ovariole aus dem Eistiel, der gewöhnlich nicht sichtbar ist, einem Follikel, der 8 Zellkerne enthält, und dem darauf sitzenden Germarium. Der Entwicklungsgrad ist nicht bei allen Weibchen gleich. Danach lassen sich auf diesem Stadium 3 Haupttypen von Ovariolen unterscheiden, die in Abb. 5, a—c schematisch dargestellt sind. In dem durch Skizze a dargestellten Entwicklungsstadium ist praktisch nur ein Follikel vorhanden, in dem am distalen Ende (distal und proximal im Folgenden bezogen auf den Eikelch) 2 Zellkerne liegen, die offensichtlich nicht zum eigentlichen Follikel gehören. Einmal ist ihre Form unregelmäßiger als die der anderen 8 Kerne — häufig kommen Dreiecke vor —, zum anderen sind sie von den übrigen meistens durch einen Zwischenraum getrennt. Diese beiden Kerne sind die der Oogonien, die das Keimlager bilden. — Skizze b zeigt eine etwas weiter entwickelte Eiröhre, in der sich die Oogonien schon vermehrt haben (etwa 4 Stück, oft nicht genau zu erkennen). Die Oogonien sind jetzt anscheinend durch eine Membran vom Follikel getrennt. — Im Zustand der Skizze c ist das Germarium im Begriff, sich vom ersten, d. h. ältesten Follikel abzuschnüren und

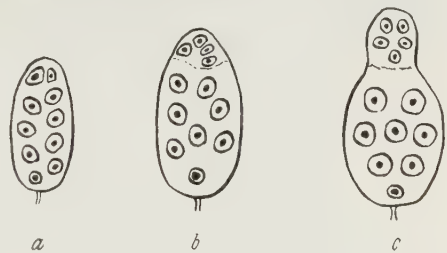


Abb. 5. 3 Entwicklungsstufen von Eiröhren frischer, nichtautogener *Culex*-Weibchen.

einen neuen, zweiten Follikel zu bilden. Die Formen a—c sind in ihrer Reihenfolge verschiedene Entwicklungsstufen. Gewöhnlich kommen in einem Ovar die Stadien b und c nebeneinander vor.

Das Hauptinteresse beanspruchen die 8 Zellen im älteren, proximalen Follikel, dem in diesem Falle einzigen der Ovariole. Da man die Zellgrenzen nicht erkennt (Ausnahmen kommen vor), muß sich die Untersuchung in erster Linie auf die Nuklei beschränken.

Zunächst fällt auf, daß sich der Kern, der dem Eistiel am nächsten liegt, von den anderen 7 unterscheidet: er ist kleiner, heller (Phasenkontrastbild!) und nicht in jedem Falle rund. Dies ist der Oozytenkern, der Kern der Eizelle. In der Literatur findet man durchweg die Angabe, daß in der frischen weiblichen Imago noch keine Differenzierung von Ei- und Nährzellen stattgefunden habe. Nath (1924/25) meint sogar, daß diese Differenzierung erst nach einer Nahrungsaufnahme (auch Zuckerlösung u. a.) einsetzt. Im Phasenkontrastbild ist jedoch diese Differenzierung klar erkennbar und in 99% aller Follikel ohne weiteres deutlich (Abb. 6). Das visuelle Bild und das photographische Diapositiv zeigen den Unterschied deutlicher als der Papierabzug.

Der Eizellkern hat entweder einen Durchmesser von $8-9\mu$ oder — wenn er gestreckt ist — die Maße $8 \times 12\mu$ bis $6 \times 12\mu$. Sein Nukleolus ist gewöhnlich kompakt und rund, häufig aber auch oval und dann besonders deutlich von den Nährzellkernen zu unterscheiden.

In seltenen Fällen zeigt er einen hellen Fleck in der Mitte, so daß er wie ein Ring erscheint. Das Größenverhältnis Nukleolus-Nukleus liegt hier stärker zugunsten des ersteren als bei den Nährzellkernen, ein Hauptmerkmal der Eizelle. Eine Dotterablagerung ist noch in keinem Falle erkennbar.

Die 7 Nährzellkerne haben meistens eine runde Form (im Gegensatz zur Form in der Puppe) und messen 8 bis 10, 10—12, selten bis 16μ im Durchmesser. Der Nukleolus nimmt — wie im Eizellkern — einen großen Teil des Kernlumens ein. Im typischen Falle

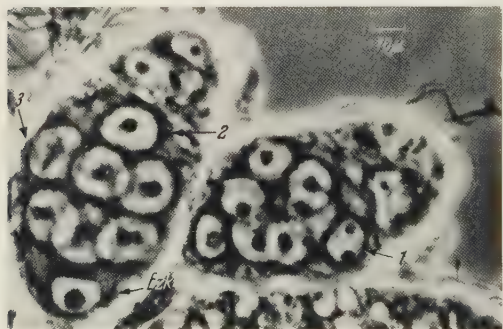


Abb. 6. 2 unterschiedlich entwickelte Ovariolen des Ovars einer frisch geschlüpften nichtautogenen *Culex*-Mücke. Ezk = Eizellkern. 1: Kern mit 2 Nukleoli. 2: Nukleolus kompakt. 3: Nukleolus beginnt, sich aufzulösen.

ist er hier ebenfalls noch kompakt, wenn auch die Grenzen nicht so scharf sind wie beim Nukleolus des Eizellkerns; das mag damit zusammenhängen, daß die Kernsubstanz der Nährzellen im ganzen dunkler ist. In Follikeln, deren Entwicklungsgrad hinter dem normalen zurücksteht, findet man gelegentlich Nährzellkerne mit 2 oder 3 Nukleolen, die dann entsprechend kleiner sind. Auch weiter entwickelte Follikel kommen vor, die daran kenntlich sind, daß in den Nährzellkernen die Grenzen der Nukleoli bereits verwaschen sind und diese teilweise sogar schon beginnen, sich zu strecken bzw. zu verzweigen.

Abb. 6 zeigt alle Stadien dieser Entwicklung: kleine Kerne mit mehreren Nukleoli (1), normale Kerne mit einem kompakten Nukleolus (typisches Stadium) (2) und große Kerne mit einem Nukleolus, der bereits beginnt, sich aufzulösen (3). Das Follikelepithel ist

zu diesem Zeitpunkt noch wenig deutlich, aber schon vorhanden. Die Kerne dieser Zellen messen etwa $5-6\ \mu$ im Durchmesser.

Nach meinen Beobachtungen möchte ich folgenden Entwicklungsgang annehmen: Im jüngsten Follikel (nicht beobachtet) liegt neben 3 großen Zellen mit dreieckförmigen Kernen, den Oogonien, eine Anzahl kleinerer Zellen somatischen Ursprungs, die späteren Epithelzellen. Im weiteren Verlauf teilt sich eine der Oogonien und ergibt nach 3 Teilungsschritten die 8 Oozyten 1. Ordnung des Follikels. Mit den restlichen zwei Oogonien ist die — häufige — Zellenanzahl 10 erreicht. Dieser Zustand liegt im Puppenstadium vor (s. oben), aber mitunter auch noch in der frischgeschlüpften Imago (s. Abb. 5a). Später werden die beiden Oogonien zum Germarium abgetrennt (Abb. 5b), das seine Zellenzahl bald vermehrt (Abb. 5c; Abb. 6). Inzwischen hat sich im ersten Follikel der Funktionswechsel von 7 der 8 Oozyten zu Nährzellen angebahnt (Abb. 6).

Neben diesem normalen Bild findet man gelegentlich im Follikel nicht 8, sondern 16 Zellen, die alle gleich groß sind. In diesem Fall muß in der Vermehrungsphase ein 4. Teilungsschritt stattgefunden haben. Die 16zelligen Follikel haben selten mehr als 2 Oogonien im Germarium und sind auch sonst in der Entwicklung den anderen gegenüber zurück. Trotzdem sind die beiden Eizellkerne schon deutlich differenziert, zumindest derjenige des 1., dem Eistiel nächstliegenden Follikelteils. Eine Trennung beider 8er-Gruppen erfolgt wohl später.

4. Das Ovar der frisch geschlüpften autogenen *Culex*-Imago

Weyer (1935) verwandte für die Diagnose „autogen — nichtautogen“ in erster Linie den Ovarialunterschied von Weibchen, die einige Tage alt waren. Zu diesem Zeitpunkt muß ein Unterschied auf Grund der sofort einsetzenden Eibildung bei autogenen Weibchen vorhanden sein. Aber auch auf früheren Stadien — in der Puppe, ja selbst in der Larve — fand er das Ovar der autogenen *Culex*-Form „im ganzen weiter entwickelt“. Wie oben ausgeführt, konnte das für das beginnende Puppenstadium nicht

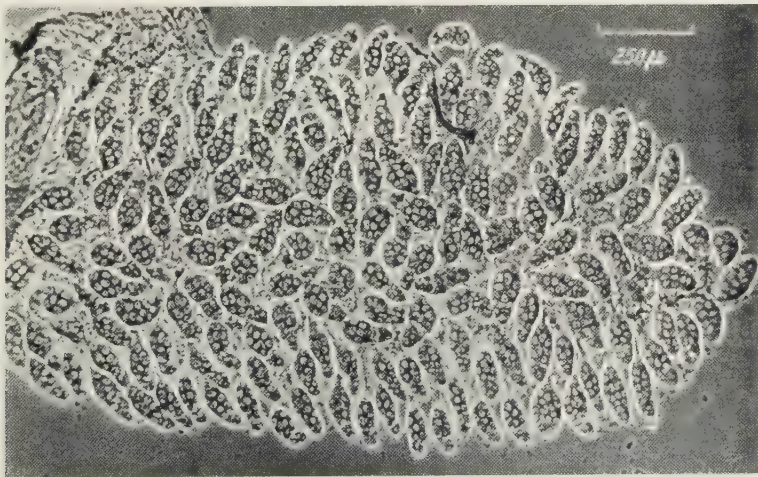


Abb. 7. Vollständiges Ovar eines anautogenen, frisch geschlüpften *Culex*-Weibchens. Links oben der Ovidukt.

bestätigt werden. Dagegen ist der Unterschied im Entwicklungszustand beim Schlüpfen der Imago sehr deutlich.

Die Abbildungen 7 und 8 zeigen diesen Unterschied. Es sind Ovarien frisch geschlüpfter Tiere. Bei der autogenen Form ist der ganze Follikel größer ($60 \times 70 \mu$ bis $50 \times 100 \mu$). Das Germarium ist fast immer schon abgeschnürt und die Nährzellkerne sind gewachsen. In den am weitesten entwickelten Follikeln messen sie 20μ im Durchmesser; der Nukleolus ist dann nicht mehr kompakt, sondern immer gelappt und oft schon granuliert. Dazu kommt, daß die Follikel im Ovar der autogenen Mücke recht ungleich-

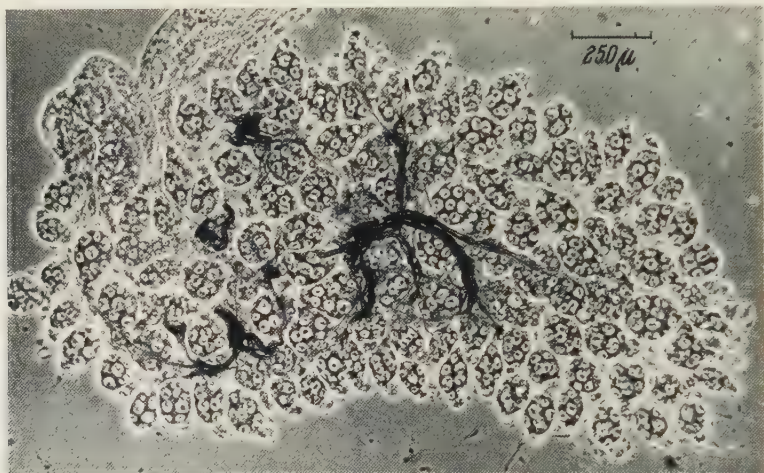


Abb. 8. Vollständiges Ovar eines autogenen, frisch geschlüpften *Culex*-Weibchens.

mäßig entwickelt sind. Neben den erwähnten Follikeln mit einem Kerndurchmesser von 20μ kommen auch solche vor, die ebensogut aus dem frischen Ovar einer nicht-autogenen Mücke stammen könnten.

Während, wie gesagt, die Nährzellkerne der größten, typischen Follikel 20μ messen, ist der Eizellkern $12 \times 16 \mu$ groß, dessen Nukleolus gelegentlich ringförmig, aber normalerweise immer noch distinct gegen das Kernlumen abgesetzt. Das Follikelepithel ist schwach zu sehen, die Zellkerne messen 8μ im Durchmesser.

Im Germarium bzw. im werdenden jungen Follikel (Größe $30 \times 40 \mu$) findet man zu diesem Zeitpunkt 5—8 Zellkerne von $8 \mu \phi$, also von der gleichen Größe wie die Kerne des Epithels.

5. Das Ovar des nichtautogenen *Culex*-Weibchens im Endstadium vor der Blutaufnahme

Untersucht man ein Weibchen des nichtautogenen *Culex pipiens* 48 Stunden bis mehrere Tage nach dem Schlüpfen, so ist kaum eine Veränderung in den Follikeln ersichtlich. Äußerlich erscheinen sie vielleicht etwas runder gegenüber dem jungen Stadium, aber die Größe hat sich nicht geändert. Sie messen 50μ bis 60μ im Durchmesser. Nur die „Kappe“, die dort lediglich das Germarium enthielt, sieht anders aus. Statt der 2 bis 6 Oogonien, die noch nicht bzw. gerade eben abgeschnürt waren, sieht man jetzt

dem Follikel einen kurzen Schlauch aufsitzen, der proximal einen jungen Follikel und distal das neue Germarium enthält, in dem 2 bis 3 Oogonien von $10\ \mu\ \phi$ liegen (Abb. 9).

Im jüngeren Follikel liegen kleinere Zellkerne von $4\ \mu$ und größere von $8\ \mu\ \phi$. Die Anzahl ist nicht deutlich erkennbar. Die späteren Epithelzellen sind noch unregelmäßig zwischen den Oozyten verteilt.

Im älteren, großen Follikel sind die Nährzellkerne gegenüber dem früheren Stadium nicht oder kaum vergrößert: $12\ \mu$, max. $16\ \mu\ \phi$. Allerdings ist die kompakte Nukleolusform nicht mehr zu sehen, der Nukleolus beginnt sich aufzulösen und das ganze Kernlumen erscheint dadurch dunkler und plastischer.

Über dieses Stadium, das dem des frischen autogenen Weibchens ähnelt und ein Ruhe- und Wartestadium zu sein scheint, geht die Follikelentwicklung nicht hinaus, solange kein Blut aufgenommen wird. Diesen Zustand findet man auch in Ovarien von nichtautogenen *Culex pipiens*, die aus der Überwinterung gefangen werden.

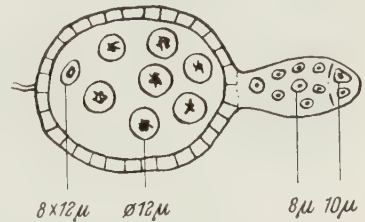


Abb. 9. Follikel eines mehrere Tage alten nichtautogenen *Culex*-Weibchens, das auf Sauggelegenheit wartet.

6. Die Entwicklung des autogenen Eies bei *Culex*

Während, wie eben gesagt, die Entwicklung der Follikel bei nichtautogenen *Culex pipiens* nach 48 Stunden zum Stillstand kommt, geht sie bei autogenen *Culex*-Mücken weiter.

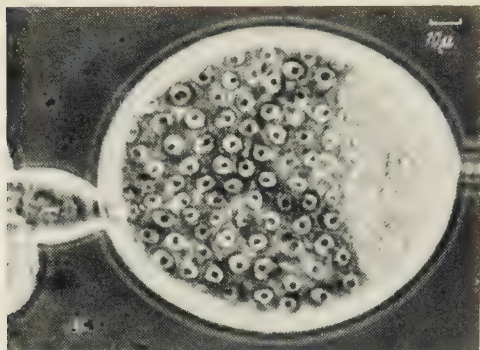
Nach 24 Stunden (alle Zeitangaben gelten für eine Entwicklung bei 23°C) hat die Dotterbildung schon so stark eingesetzt, daß man den Eikern nur noch schwach erkennen kann. Er ist wenig gewachsen und mißt etwa $16\ \mu$ im Durchmesser. Der Dotter nimmt $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{4}$ des ganzen Follikels ein. Die Nährzellkerne sind nun im Durchschnitt $30\ \mu$ groß (20 bis $40\ \mu$). Der Nukleolus hat sich stark verzweigt und erscheint in der Form von unregelmäßigen Bändern. Abbildung 10a—c zeigt einen Follikel auf diesem Stadium. Die Gesamtabbildungstiefe ist hier so gering, daß es möglich ist, „optische Schnitte“ anstatt solcher mit dem Mikrotom herzustellen: Abb. 10a zeigt das obere Follikelepithel, Abb. 10b und 10c sind „Schnitte“ im 1. bzw. 2. Drittel der Tiefe des Follikels und zeigen die Nährzellkerne mit den bandartigen Nukleoli. Die Umrisse der Kerne der Abb. 10c sind auf Abb. 10b schon außerhalb der Schärfenebene sichtbar und umgekehrt. In Abb. 10c sieht man recht deutlich den Oozytenkern sowie feine und grobe Dotterstückchen.

Wie bereits erwähnt, ist die Eientwicklung immer sehr ungleichmäßig bei autogenen *Culex*-Weibchen. Das Bild eines Ovars 24 Stunden nach dem Schlüpfen zeigt verschiedene Entwicklungsstadien, Follikel, deren Eikern noch gut zu sehen ist, Follikel mit geringer Dotterablagerung und solche, die fast bis zur Hälfte mit Dotter gefüllt sind.

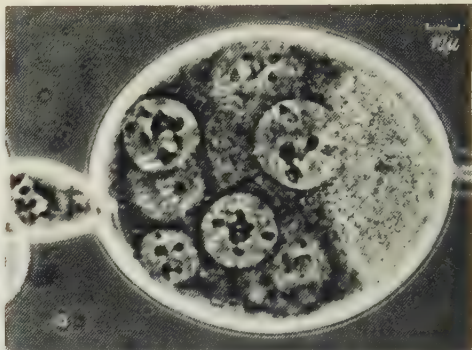
Die Maße eines durchschnittlich entwickelten Follikels sind: Follikel $80\text{--}100\ \mu\ \phi$; Nährzellkerne $20\text{--}40\ \mu\ \phi$; Eizellkern $12 \times 20\ \mu$; Epithelzellkerne $6\text{--}8\ \mu$; junger Follikel $20 \times 50\ \mu$, Zellkerne darin $8\ \mu$ (noch keine Differenzierung).

48 Stunden nach dem Schlüpfen hat ein Durchschnittsfollikel folgendes Aussehen:

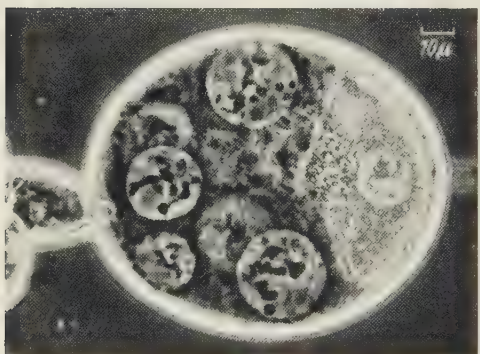
Typische Eiform, Länge $240\text{--}380\ \mu$, Nährzellkerne $30\text{--}40\ \mu\ \phi$; Eizellkerne nicht sichtbar; Epithelzellkerne $6\text{--}8\ \mu\ \phi$. Der Dotter nimmt etwa $\frac{3}{4}$ des Eies ein.



10 a



10 b



10 c

Abb. 10. Optische Schnitte in 3 verschiedenen Ebenen durch den Follikel eines 24 Stunden alten autogenen *Culex*-Weibchens. a. Erste Ebene. Oberes Follikel-Epithel; Kerne mit Nukleoli; Zellgrenzen z. T. deutlich. b. Zweite Ebene. 3 der Nährzellkerne mit zerteilten Nukleoli innerhalb der Schärfenebene, die restlichen 4 undeutlich. c. Dritte Ebene. Restliche 4 Nährzellkerne innerhalb der Einstellenebene. Rechts im Dotter der Eizellkern.

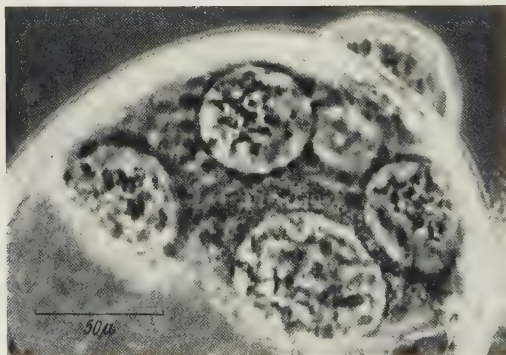


Abb. 11. Follikel aus dem Ovar eines 48 Stunden alten autogenen *Culex*-Weibchens. In den Nährzellkernen sind die Nukleoli in feine Körnchen aufgelöst.

Die Nährzellkerne haben ihr größtes Volumen erreicht und nehmen von jetzt an an Größe wieder ab. Auffallend ist der recht beträchtliche Größenunterschied zwischen ihnen: einige messen nur 24μ , die größten bis 60μ im Durchmesser. Abb. 11 zeigt, daß der Nukleolus der Nährzellkerne noch feiner verteilt ist. Ein Teilübersichtsbild gibt Abb. 12, auf dem die Stärke des Follikelepithels und die Ungleichmäßigkeit der Entwicklung gut zu erkennen sind.

Wenn bis hierher die Entwicklung so verläuft, daß nahezu alle untersuchten Individuen ein ähnliches Bild zeigten, so kann das für die nächsten Entwicklungsschritte nicht mehr gesagt werden. Mit fortschreitender Reifung wird die Entwicklung immer unregelmäßiger.

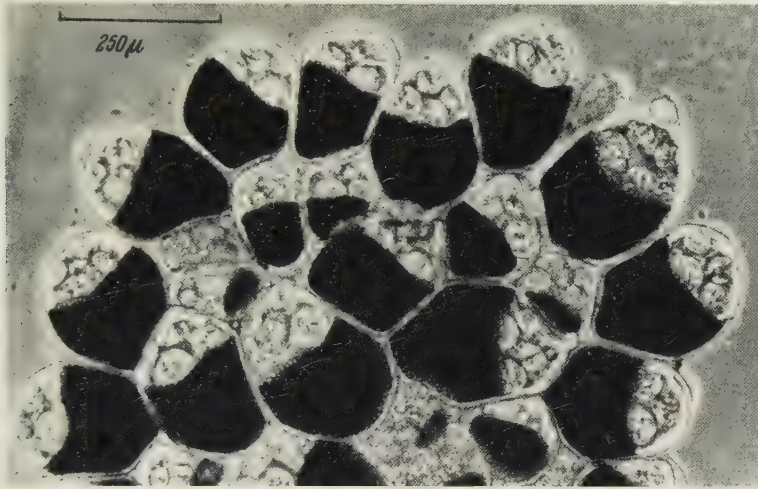


Abb. 12. Ovar eines 48 Stunden alten autogenen Weibchens.

Ungefähr nach 3 Tagen hat das reifende Ei die Größe $160 \times 600\mu$ erreicht. Leider werden von hier an die Beobachtungsbedingungen ungünstiger, weil die Größe des Objekts nicht erlaubt, die Präparatdicke für die Beobachtung im Phasenkontrastmikroskop dünn genug zu halten. Die Dottermengen haben die Nährzellen am distalen Teil stark zusammengedrängt. Die Kerne dieser Zellen sind kleiner geworden, sie messen meistens nur um 20μ , selten $20 \times 30\mu$. Vom Nukleolus ist nichts mehr zu sehen. Gewöhnlich sind jetzt auch die Zellgrenzen der Nährzellen zu erkennen.

Der nächst jüngere Follikel, $30 \times 40\mu$ groß, enthält 8 Zellen mit Kernen von $10-12\mu$ im Durchmesser. Die Nukleoli sind kompakt. — Die Eizelle ist noch nicht differenziert.

An der Spitze der Eiröhre hat sich ein dritter Follikel abgeschnürt. In ihm erkennt man 2 große Schollen von $16-18\mu$ und wenige kleine Kerne.

Nach 4 Tagen hat sich das Ei noch weiter gestreckt. Maße: etwa $120 \times 700\mu$. Die Nährzellen sind weiter geschrumpft, Zell- und Zellkerngrenzen scheinen zusammenzufallen. Der Mikropylarkanal ist zu erkennen. Der 2., dem Ei aufsitzende Follikel, ist $40 \times 60\mu$ groß und enthält Nährzellkerne von $12-16\mu$ und einen schon differenzierten Eizellkern von $8-10\mu$. Die Nukleoli der Nährzellkerne haben ihre kompakte Form verloren. Der 3. Follikel (etwa $25 \times 50\mu$) umschließt eine undeutliche Anzahl Zellen von 8μ Größe.

Nach etwa 5 Tagen entsteht um den Mikropylarkanal herum die Luftkammer, die zuerst flach ist (Abb. 13) und später die Form einer Kugel annimmt. Abb. 14 zeigt den Entwicklungsgang halbschematisch.

Gewöhnlich nach 6 Tagen sind die autogen gebildeten Eier ablagereif. Der Mikropylarkanal ist noch deutlich zu sehen. Er wird sofort nach der Besamung, noch vor der Ablage der Eier, geschlossen (Nath 1925).

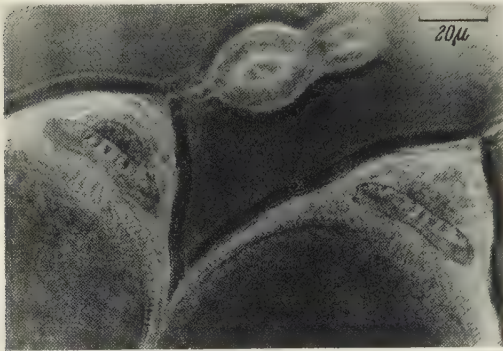


Abb. 13. Die halbfertige Luftkammer am Culex-Ei, an der Spitze der jungen Follikel.

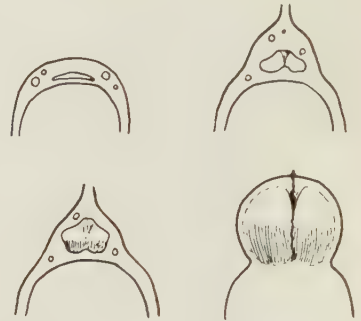


Abb. 14. Die Bildung der Luftkammer am Culex-Ei.

7. Das Ovar des autogenen Culex-Weibchens nach der Ablage

Nach dem Absetzen des Geleges gleicht der Zustand des Ovars dem zum Zeitpunkt des Schlüpfens aus der Puppe: Die Follikel sind etwa $50 \times 60 \mu$ groß. Die Kerne der Nährzellen messen teilweise $12-16 \mu$, meist jedoch $18-20 \mu$ im Durchmesser, der Eizellkern 12μ . Der Nukleolus hat — wie schon nach 4 Tagen (s. oben) — nicht mehr kompakte Form, sondern hat sich schon zerteilt, so daß seine Grenzen diffus erscheinen.

Der junge, ansitzende Follikel ($20 \times 40 \mu$) ist hier gewöhnlich noch deutlicher abgeteilt als im entsprechenden Stadium der frisch geschlüpften Mücke. Er enthält etwa 10 Zellen mit Kernen, von denen die meisten 8μ , einige kleinere 4μ im Durchmesser groß sind. Ein Kern ist als zukünftiger Eizellkern schon erkennbar.

8. Vergleich und Zusammenfassung

Vergleichen wir mit der eben beschriebenen autogenen Eibildung die anautogene, so erhebt sich die Frage: Verläuft die anautogene Eibildung, also jede Eibildung bei nicht-autogenen Mücken und jede 2. und folgende beim autogenen Culex, grundsätzlich anders als die autogene?

Nach meinen Beobachtungen besteht nur in der Entwicklungszeit ein Unterschied. Wie bereits gesagt, ist unter günstigen Bedingungen die Eibildung nach Aufnahme von Blut bereits nach $4\frac{1}{2}$ Tagen abgeschlossen und die Eier werden dann abgelegt. Dabei verteilt sich der Unterschied gleichmäßig auf die ganze Entwicklungsspanne. 24 Stunden nach der Blutaufnahme ist die Entwicklung schon etwas weiter vorgeschritten als bei einem 24 Stunden alten autogenen Culex-Weibchen, und die Bildung der Luftkammer — bei autogener Eibildung am 5. Tage sichtbar — beginnt hier schon am 3. Tage, ja ist teilweise dann schon abgeschlossen.

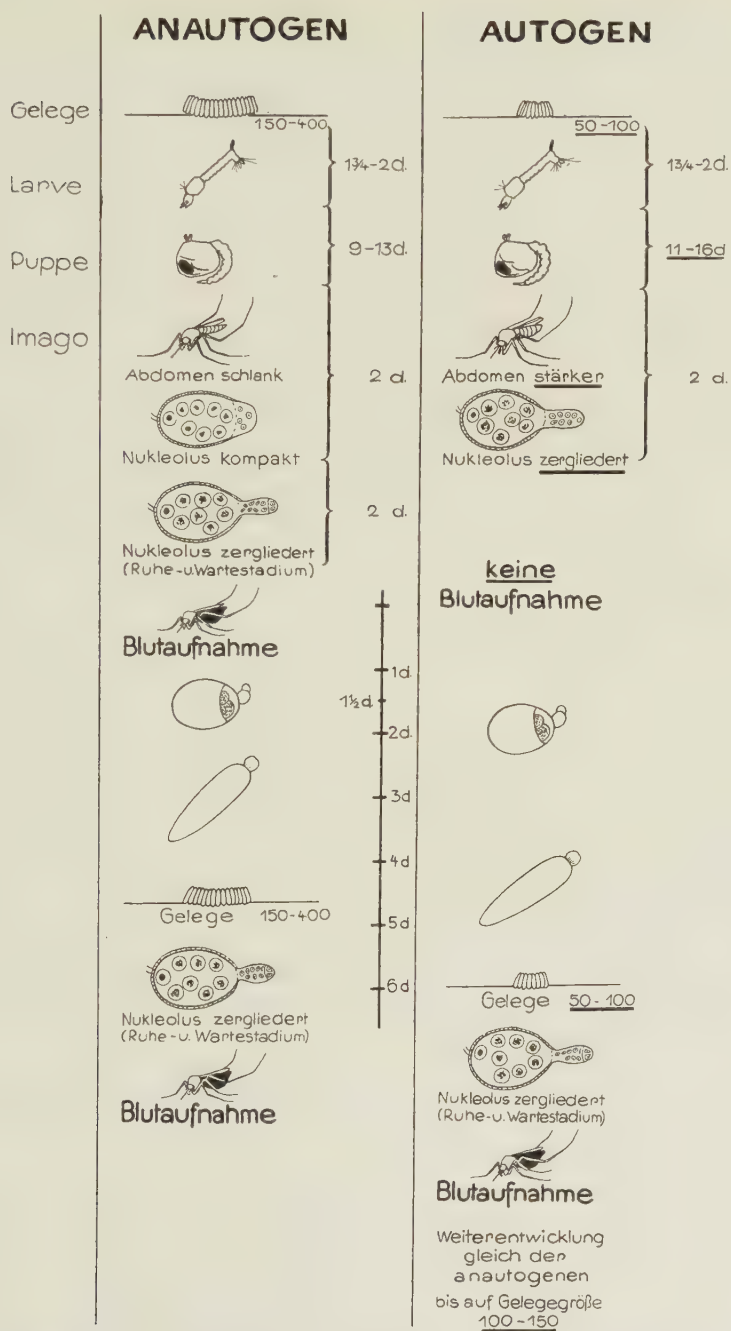


Abb. 15. Übersicht über die Eientwicklung bei Culex L.: Abweichungen der autogenen Form
sind unterstrichen.

Unterschiedlich ist natürlich auch die Art der Nährstoffumsetzung, die schon äußerlich sichtbar ist. Beim autogenen Weibchen, das noch nicht abgelegt hat („nullipar“ ist), wird das dickere, fettreiche Abdomen mit fortschreitender Eientwicklung schlanker, bei dem der nichtautogenen Form wird das zuerst rot durchscheinende Blut schwarz, um dann allmählich von hinten nach vorn zu verschwinden. In gleichem Maße vergrößert sich bei beiden Formen die wächsern-gelbliche Masse des sich entwickelnden Ovars.

In Abb. 15 sind autogene und anautogene Entwicklung in schematisierter Darstellung vergleichsweise einander gegenübergestellt. Übereinstimmendes und unterschiedliches Verhalten kommen darin deutlich zum Ausdruck. Auf die Zusammenfassung S. 23f. sei hingewiesen. Nur der Follikelzustand, der dort nicht berücksichtigt wurde, soll hier ergänzend erläutert werden, bezogen auf die vorstehend beschriebenen Beobachtungen. In der frisch geschlüpften nichtautogenen Imago haben die Nährzellkerne noch kompakte Nukleoli. Innerhalb von 48 Stunden gliedern sich diese auf; damit ist das „Ruhe- und Wartestadium“ erreicht. Dieses Stadium entspricht dem nach erfolgter Eiablage. Beim autogenen *Culex* finden sich im Ovar des frisch geschlüpften Weibchens von vornherein aufgegliederte Nukleoli in den Nährzellkernen vor, zumindest in einigen Follikeln. Hier handelt es sich jedoch nicht um ein Ruhestadium, sondern innerhalb von 6 Tagen werden aus den im Körper vorhandenen Reserven die Eier gebildet. Nach der Ablage findet man wieder das Ausgangsstadium, das jetzt auch ein Ruhestadium geworden ist. Nach einer Blutaufnahme beansprucht die 2. Eibildung $4\frac{1}{2}$ Tage, genau wie bei nichtautogenen Weibchen.

Wie lassen sich autogene und nichtautogene Weibchen unterscheiden?

Frischgeschlüpfte Weibchen, die sich aus gut genährten Larven entwickelt haben, lassen sich meist schon am Aussehen des Abdomens erkennen (s. oben), am besten etwa 2 Stunden nach dem Schlüpfen. Zu diesem Zeitpunkt ist das Abdomen erhärtet und die Luft ist aus dem Darm entwichen; andererseits hat die autogene Eibildung noch nicht eingesetzt, d. h. der Fettkörper ist noch voll erhalten. — Bei der Präparation der Ovarien findet man dann den erwähnten Ovarialunterschied in der Größe der Nährzellkerne und dem Aussehen der Nukleoli dieser Zellen (kompakt oder aufgelöst).

Während der ersten Tage ist die autogene Eientwicklung das deutlichste Kennzeichen dieser Form. Nach der Ablage lassen sich die beiden Formen am Aussehen der Follikel nicht mehr unterscheiden; dieselben befinden sich im „Ruhestadium“ und warten auf die Gelegenheit zur Blutaufnahme. Es bleibt lediglich der Unterschied in der Gelegegröße.

III. Eiröhrenanzahl und Flügellänge als Unterscheidungsmerkmale

a) Fragestellung und Zielsetzung

Auf der Suche nach einer Unterscheidungsmöglichkeit, die auch nach erfolgter autogener Eiablage anwendbar ist, war es naheliegend, die unterschiedliche Gelegegröße als Ansatzpunkt zu wählen.

Es schien nicht schwierig, festzustellen, ob diese wirklich nur biologischer Art ist — d. h. von der Art des Blutes abhängt —, wie Mattingly meint (s. oben), oder ob sie eine morphologische Ursache hat. Diese letztere konnte nur die unterschiedliche Anzahl der Ovariolen beider Ovarien sein.

Die Gelegegröße kann von sehr vielen, z. T. unkontrollierbaren Faktoren beeinflusst werden, z. B. der Menge des aufgenommenen Blutes, zusätzlicher Kost (Zuckerwasser) und der allgemeinen Konstitution des einzelnen Individuums. Bei einem Hungertier wird ein Teil des Blutes u. U. auch zum Betriebsstoffwechsel oder für Reservestoffe abgezweigt. Die Eiröhrenanzahl liegt jedoch bei jedem Weibchen fest. Da in einer Eiröhre niemals mehr als ein Ei gleichzeitig ausgebildet werden kann, entspricht die Eiröhrenzahl der potentiellen Eizahl je Gelege. — Daher sind von allen Angaben über Eizahlen vor allem die Maximalwerte von Interesse; diese liegen für autogene *Culex*-Mücken bei 224 (MacGregor 1932) und für nichtautogene bei 505 (Jobling 1938). Diese Werte könnten also möglicherweise mit der Eiröhrenzahl besonders gut konstituierter Tiere übereinstimmen.

Ich habe in Nachprüfung dieser Annahme die Eiröhrenzahl bei den verschiedenen Weibchen näher untersucht und glaube, dabei ein praktisch brauchbares Unterscheidungsmerkmal gefunden zu haben. — Neben der Eiröhrenzahl habe ich auch der Flügellänge Beachtung geschenkt, da mir Größenunterschiede zwischen beiden Formen aufgefallen waren und andererseits die Eiröhrenzahl in Abhängigkeit von der Larvalernährung eine Korrelation zur Größe haben könnte.

b) Spezielle Untersuchungstechnik

Nach Weidling (1929) ist bei Dipteren die Eiröhrenanzahl (wie auch die Körpergröße) abhängig von der Ernährung im Larvalleben. Da das z. B. für *Anopheles maculipennis* und *Aedes aegypti* festgestellt ist, war für die diesbezüglichen Untersuchungen bei *Culex* große Vorsicht geboten. Die erste Voraussetzung war eine Aufzucht der Larven beider Formen unter genau gleichen Bedingungen. Aus diesem Grunde habe ich wiederum „Mischzuchten“ gewählt.

Zur Technik des Zählens ist folgendes zu sagen: Weidling (l. c.) zählte die Eiröhren bei *Aedes* und *Anopheles* auf Serienschnitten durch das ganze Abdomen. „Auf diese Weise wird ein Verlust von Eiröhren, wie er wohl selbst bei der sorgfältigsten Präparation kaum zu umgehen ist, völlig vermieden.“ — Das leuchtet ein. Jedoch ist dieses Verfahren zur Untersuchung einer größeren Anzahl von Objekten zu mühsam und zeitraubend. Für die vorliegende Aufgabe war es sinnvoller, auf die letzte Genauigkeit im Einzelfalle zu verzichten, dafür aber eine möglichst große Zahl von Einzelzählungen zu machen, um einen gesicherten Mittelwert zu bekommen.

Ich habe daher auch hier die Methode der Totalpräparation der Ovarien angewandt (s. allg. Techn.). Ein vorheriges Aufreißen der Membran erleichterte das flache Ausbreiten des Ovars unter leichtem Druck. Es mußte dabei erreicht werden, daß keine Follikel übereinander lagen. Wenn in manchen Fällen die Umrisse derselben nicht klar erkennbar waren, weil sie teilweise durch Tracheen oder den Ovidukt verdeckt wurden oder zu dicht aneinander lagen, dann ließen sich mit Hilfe des Phasenkontrastbildes doch immer die Zellgruppen erkennen, und damit war die Erfassung jedes Follikels gesichert. Zuerst versuchte ich, mittels eines Netzmikrometers das Bildfeld auszuzählen. Das war jedoch nicht sicher genug, weil man die bereits gezählten Eiröhren nicht „abstreichen“ konnte. Außerdem mußte das Auszählen rasch vorgenommen werden, damit das Präparat nicht austrocknete. Darum griff ich auch hier zu einer photographischen Methode (vgl. oben). Wurde das Ovar nicht vollständig mit einem Bild erfaßt, so wurden 2 bis 3 Teilaufnahmen gemacht. Der Film konnte später in aller Ruhe ausgewertet werden. Das erfolgte

wieder unter dem Präpariermikroskop bei 10- oder 16facher Vergrößerung auf der von unten durchleuchteten Mattscheibe. Jede Eiröhre bekam dabei mit einer feinen Stahlfeder einen Tintenpunkt. Das ging schnell und sicher, keine Ovariole konnte übersehen oder zweimal gezählt werden. Bei den sich überlappenden Teilaufnahmen wurden vorher die Trennlinien markiert.

c) Durchführung und Ergebnisse

Insgesamt wurden 3 Versuchsserien zur Klärung dieser Frage angesetzt.

Im 1. Versuch wurden in eine Schale ($30 \times 20 \times 5$ cm) 70 bzw. 64 Larven der nicht-autogenen und der autogenen Form eingesetzt, die im Abstand von 20 Minuten geschlüpft und daher gleich alt waren. Die ersteren waren in Wilhelmsburg gefangen, die letzteren gehörten zum Stamm London. In diesem wie auch in den folgenden Versuchen verlief die Entwicklung regelmäßig, nennenswerte Ausfälle kamen nicht vor. Sämtliche geschlüpften Weibchen konnten nicht untersucht werden, doch wurden die Tiere gleichmäßig während der ganzen Schlupfzeit entnommen, so daß eine Bevorzugung irgendwelcher Art ausgeschlossen war.

Bei der Auswertung des Versuches bestätigte sich meine Vermutung. Die Eiröhrenzahl zeigte 2 Häufigkeitsgruppen, die sich allerdings an den Enden berührten. Die Wertegruppen der Flügellänge überdeckten sich zum Teil. Eine Trennung in autogene und nichtautogene Weibchen konnte mit einiger Sicherheit schon nach dem Aussehen des

Tabelle 2. — Nichtautogen

Eiröhren			Flügellänge		
1	186	4,68 mm	9	173	4,62 mm
2	182	4,80 mm	10	173	4,80 mm
3	181	4,56 mm	11	170	—
4	179	4,72 mm	12	168	4,68 mm
5	179	—	13	166	4,62 mm
6	175	4,74 mm	14	158	4,68 mm
7	174	4,50 mm	15	157	4,50 mm
8	173	4,74 mm			

Tabelle 3. — Autogen

Eiröhren			Flügellänge		
1	153	4,44 mm	13	127	4,56 mm
2	143	4,50 mm	14	126	4,44 mm
3	140	4,50 mm	15	123	4,56 mm
4	138	4,50 mm	16	121	4,44 mm
5	137	4,50 mm	17	119	4,38 mm
6	136	4,32 mm	18	117	4,50 mm
7	134	4,50 mm	19	116	4,50 mm
8	134	4,50 mm	20	115	4,32 mm
9	130	4,50 mm	21	115	4,56 mm
10	128	4,50 mm	22	110	4,50 mm
11	128	4,44 mm	23	107	4,32 mm
12	128	4,62 mm	24	106	4,38 mm

Mittelwerte und mittlere Abweichung (in Klammern)

	Eiröhrenzahl	Flügellänge
Nichtautogen: (n = 15)	173 (6,8)	4,67 mm
Autogen: (n = 24)	126 (17)	4,51 mm

Abdomens erfolgen (s. oben), doch geschah die endgültige Trennung autogen — nichtautogen auf Grund des Follikelzustandes (s. Abb. 7 u. 8). Älter als einen Tag soll man nach Möglichkeit bei Eiröhrenzählungen die autogenen Tiere nicht werden lassen; da die Entwicklung in diesem Falle bereits ungleichmäßig ist, so ist bei fortgeschrittener Entwicklung eine Unterscheidung der zurückgebliebenen ersten Follikel von den zweiten jüngeren Follikeln der entwickelten Eiröhren nicht mehr oder nur schwer möglich. — Die Flügel wurden von der Spitze bis zum Ende der geraden Vorderkante gemessen.

Der Entwicklungszustand der Follikel erlaubte eine eindeutige Trennung autogener und nichtautogener Weibchen. Auf dieser Grundlage wurden die Eiröhren gezählt und die Flügel gemessen. Das Ergebnis ist in Tabelle 2 und 3 zusammengestellt.

Im 2. Versuch wurden 100 Larven nichtautogener Mücken (Kleinilsede) zusammen mit 64 Larven der autogenen Form (Oggelshausen) in einer Schale ($30 \times 20 \times 5$ cm) aufgezogen. Dieser Versuch wurde durchgeführt, nachdem ich in der Zähltechnik bereits mehr Übung hatte. Ich bin daher sicher, daß bei der Präparation der Ovarien kein einziger Follikel verloren ging. Wo Zweifel bestand, wurde das andere Ovar genommen bzw. das ganze Tier verworfen. Dadurch erklärt sich z. T. die geringe Zahl der untersuchten Weibchen. Hier ergab sich für die Eiröhrenzahlen eine deutliche Trennung beider Wertegruppen; dagegen berührten sich die Extremwerte der Flügellängen (Tabellen 4 und 5).

Tabelle 4. — Nichtautogen

Eiröhren Flügellänge			Eiröhren Flügellänge		
1	213	4,68 mm	10	200	4,80 mm
2	212	4,62 mm	11	193	4,69 mm
3	208	4,50 mm	12	192	4,68 mm
4	207	4,75 mm	13	192	4,68 mm
5	205	4,86 mm	14	190	4,62 mm
6	203	4,62 mm	15	190	4,50 mm
7	202	4,68 mm	16	184	4,80 mm
8	202	4,62 mm	17	183	4,56 mm
9	201	4,68 mm	18	180	4,80 mm

Tabelle 5. — Autogen

Eiröhren Flügellänge			Eiröhren Flügellänge		
1	166	4,45 mm	13	144	4,26 mm
2	164	4,32 mm	14	141	4,20 mm
3	162	4,47 mm	15	141	4,45 mm
4	156	4,38 mm	16	139	4,50 mm
5	151	4,45 mm	17	138	4,23 mm
6	151	4,38 mm	18	136	4,26 mm
7	148	4,38 mm	19	136	4,15 mm
8	148	4,32 mm	20	135	4,38 mm
9	148	4,26 mm	21	134	4,26 mm
10	147	4,38 mm	22	126	4,26 mm
11	146	4,35 mm	23	124	4,32 mm
12	146	4,26 mm			

Mittelwerte und mittlere Abweichung (in Klammern)

	Eiröhrenzahl	Flügellänge
Nichtautogen: (n = 18)	197 (10)	4,68 mm
Autogen: (n = 23)	145 (11)	4,33 mm

Im 3. Versuch stammten 50 Larven von einem nichtautogenen Weibchen aus Kleinilsede, 40 Larven von autogenen Mücken Londoner Herkunft. Der Versuch wurde in gleicher Weise wie Versuch 2 durchgeführt. Das Ergebnis zeigen die Tabellen 6 und 7.

Tabelle 6. — Nichtautogen

Eiröhren Flügellänge			Eiröhren Flügellänge		
1	215	5,34 mm	8	204	5,16 mm
2	214	5,27 mm	9	201	5,16 mm
3	214	5,16 mm	10	199	5,10 mm
4	213	5,27 mm	11	196	5,10 mm
5	209	5,22 mm	12	195	5,25 mm
6	206	5,04 mm	13	192	5,16 mm
7	204	5,16 mm	14	190	5,10 mm

Tabelle 7. — Autogen

Eiröhren Flügellänge			Eiröhren Flügellänge		
1	168	4,68 mm	7	152	4,38 mm
2	164	4,50 mm	8	149	4,38 mm
3	161	4,62 mm	9	144	4,41 mm
4	157	4,50 mm	10	131	4,56 mm
5	155	4,50 mm	11	127	4,50 mm
6	152	4,44 mm			

Mittelwerte und mittlere Abweichung (in Klammern)

	Eiröhrenzahl	Flügellänge
Nichtautogen: (n = 14)	204 (8,5)	5,18 mm
Autogen: (n = 11)	151 (12,8)	4,49 mm

Um noch eine Stichprobe mit einer anderen Kombination zu machen, wurden in einer kleinen Schale (500 cm³) 51 Larven der autogenen Form aus Dremmen zusammen mit 51 Larven der nichtautogenen Form aus Kleinilsede aufgezogen. Obwohl man nicht berechtigt ist, diese wenigen Messungen als Versuch zu werten, ist doch die Einpassung in die anderen Ergebnisse bemerkenswert:

Mittelwerte

	Eiröhrenzahl	Flügellänge
Nichtautogen (n = 3)	169	4,62 mm
Autogen: (n = 2)	120	4,38 mm

Wenn man nach Weidling (l. c.) die Eiröhrenzahl als Indikator für die Larvenernährung ansieht, muß man schließen, daß die Ernährung in den Schalen nicht einheitlich war. Wie man jedoch sieht, ändern sich bei unterschiedlich guter Ernährung zwar die Ovariolenzahlen, aber ihr Verhältnis bei autogenen und nichtautogenen Weibchen bleibt konstant.

Das zeigt eine Tabelle der Mittelwerte der Eiröhrenzahlen aus allen Versuchen:

Versuch	I	II	III	(IV)
Autogen	126	145	151	(120)
Nichtautogen	173 ¹⁾	197	204 ²⁾	(169)

Ändert man Wert 1) um 2 Einheiten (nur 1,15 %!) und Wert 2) um eine Einheit (0,49 %), so ergibt sich ein vollkommen gleiches Verhältnis:

$$\frac{126}{171} = \frac{145}{197} = \frac{151}{205} = 0,73 : 1.$$

(Auch der nur bedingt gültige Versuch IV fügt sich mit 0,71 : 1 gut ein.)

Bei der Flügellänge liegen die Dinge anscheinend anders. Auch hier ändern sich die Absolutwerte bei unterschiedlicher Ernährung, aber das Verhältnis ändert sich auch. Bei besserer Ernährung nimmt die Flügellänge bei nichtautogenen Weibchen sehr viel schneller zu, als bei autogenen, wodurch sich die Wertegruppen immer weiter trennen. Ausgehend von den Längenwerten der nichtautogenen Weibchen bleiben in Versuch I die Mittelwerte der autogenen um nur 5,1 % hinter jenen zurück; in Versuch II dagegen um 7,5 % und in Versuch III um 13,5 % (Versuch IV 5,2 %).

Während sich über die Bedeutung der Körpergröße (Flügellänge) auf Grund der bisherigen Versuche noch wenig sagen läßt, dürfte in der um 27 % unterschiedlichen Anzahl der im Ovar angelegten Ovariolen ein erstes morphologisches und genetisch verankertes Merkmal vorliegen, das allerdings anatomischer Art ist, aber doch große theoretische Bedeutung besitzt. Die praktische Bedeutung wird insofern eingeschränkt, als die Larven unter gleichen Bedingungen aufwachsen müssen. Damit ist dieses Trennungsverfahren auf das Laboratorium beschränkt. Außerdem beziehen sich diese Ergebnisse zunächst nur auf 2 *Culex*-Formen, die sich geographisch nahestehen. Die nichtautogenen Mücken kamen aus Hamburg bzw. Hannover, die autogenen aus London, dem Rheinland und dem Federseegebiet in Württemberg. Diese mitteleuropäischen Stämme stimmen weitgehend überein. Ob ein Vergleich von autogenen Weibchen aus Hamburg mit nichtautogenen aus Nordafrika ein ähnliches Ergebnis hat, kann in Anbetracht der komplizierten genetischen Verhältnisse (vgl. Laven 1953) nicht vorausgesagt werden.

Vorläufige Beobachtungen lassen vermuten, daß unter denselben Bedingungen aufgezogene einheimische autogene Mücken größer werden als anautogene aus Algier. — In einer Vergleichszucht (knappe Ernährung) Nichtautogen (London) — Autogen (Illinois, USA) lag die Flügellänge der ersteren ebenfalls über der der nichtautogenen Mücken; die Eiröhrenzahl pro Ovar war nahezu gleich. — Daraus ist zu sehen, daß Schwierigkeiten auftreten, sobald Mücken verglichen werden, die aus entfernten Gebieten stammen.

Die Lösung des äußerst komplexen Problems der Autogenie bei *Culex* ist „nur mit den Methoden der allgemeinen und insbesondere der Populationsgenetik möglich“ (Laven in Mattingly et. al. 1951). Die Grundlage jedoch der Populationsgenetik ist zunächst eine sichere Populationsanalyse. Diese letztere wird sich aber vorerst auf ein geographisch einheitliches Gebiet erstrecken und den Laboratoriumsversuch zu Hilfe nehmen. Die Feststellung der Eiröhrenzahl könnte dabei vielleicht von praktischem Nutzen sein. Eine Grundlage für weitere Versuche in dieser Richtung soll die vorliegende Untersuchung über die Eientwicklung darstellen.

D. Die Eibildung

bei *Dixa*, *Chaoborus*, *Mochlonyx*, *Aedes* und *Anopheles*

I. Allgemeines

Um einen Überblick über die Eibildung nicht nur bei der Gattung *Culex*, sondern innerhalb der Familie der Culiciden überhaupt zu gewinnen, wurden anschließend die eben genannten fünf weiteren Vertreter dieser Familie dahingehend bearbeitet. Es handelt sich auch hier um den gleichen Overtyp, um nutrimentär-polytrophe Eibildung. Die Veränderungen der Nukleoli der Nährzellkerne laufen auch hier in der gleichen Weise mit der Dotterbildung parallel. Selbst die Größenverhältnisse der einander zeitlich folgenden Follikel sind hier entsprechend. Die Anzahl der Nährzellkerne war bei *Culex* 7; Abwei-

chungen davon fanden sich bei *Dixa* und bei *Mochlonyx*, wo im Follikel 15 Nährzellen neben der Oozyte vorhanden sind.

II. Der Verlauf der Eibildung bei

a) *Dixa*

Ob *Dixa*-Weibchen während ihres Imaginallebens normalerweise überhaupt Nahrung aufnehmen, ist nicht bekannt; zur Entwicklung des ersten Geleges und damit zur Erhaltung der Art ist es jedenfalls nicht erforderlich. *Dixa* ist also autogen, genau wie die autogene *Culex*-Form. Bei 1 Tag alten Puppen erscheint das Ovar als eine Masse von Kugeln, in denen man fast nichts erkennen kann. Das Bild, was sich einem hier bietet, ist schwer zu beschreiben, am ehesten noch mit dem Wort „grützelig“. Dieses Stadium wurde auch bei allen anderen untersuchten Mücken gelegentlich gefunden. Der Inhalt der Follikel scheint fast nur aus stark lichtbrechenden kleinen Körnern zu bestehen, die einen Durchmesser (im folgenden mit Φ abgekürzt) von 1,5 bis 7 μ haben. Dort wo man Zellkerne feststellen kann (in der Hauptsache wohl von Nährzellen), haben diese eine Größe von 7 bis 10 μ . Der Nukleolus hat noch kompakte Form. In der 1 Tag alten Imago sind die Follikel etwa $80 \times 95 \mu$ bis $70 \times 100 \mu$ groß. Die Maße der Kerne (Φ):

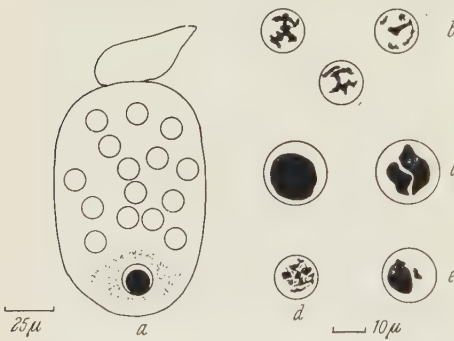


Abb. 16. *Dixa*-Imago, 1 Tag alt. Ganzer Follikel (a), Nährzellkerne (b) und Eizellkerne (c). $3\frac{1}{2}$ Tage alte Imago, Nährzellkern (d) und Eizellkern (e) aus der zweiten Follikel-Generation.

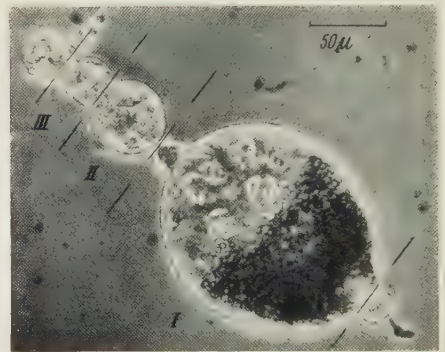


Abb. 17. „Eiröhre“ von *Dixa* (2 Tage alt). I, II und III bezeichnen die aufeinanderfolgenden Eigenerationen.

Eizelle 13 bis 19 μ , Nährzellen 13 μ , Follikel-Epithelzellen 2 bis 5 μ . Die Nukleoli der Nährzellenkerne sind schon durchwegs in unregelmäßige Brocken und Körnchen aufgegliedert (s. Abb. 16b). Im Eizellkern ist der Nukleolus entweder ganz kompakt oder in zwei Hälften geteilt (Abb. 16c). Um diesen Kern ist schon feinverteilter Dotter wahrnehmbar (Abb. 16a). Nach $1\frac{1}{2}$ Tagen hat die Dotterbildung zugenommen. Die Maße sind jetzt: Follikel $110 \times 130 \mu$, Eizellkerne 22 μ , Nährzellkerne 16 bis 19 μ , Epithelzellkerne 3 bis 5 μ im Φ . 2 Tage nach dem Schlüpfen nimmt der Dotter schon $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ des Follikels ein, dessen Größe nun etwa $125 \times 150 \mu$ beträgt. Die größten Nährzellkerne sind jetzt 20 μ groß. Der Oozytenkern ist nun nur noch wenig im Dotter zu sehen, er scheint sich von nun an auszudehnen (s. unten). Abb. 17 zeigt anschaulich eine „Eiröhre“ auf diesem Entwicklungsstadium: die 3 Follikel der drei aufeinanderfolgenden Eigenerationen sind durch Striche getrennt; an der Spitze des jüngsten Follikels befinden

sich Reste der Ovariumshaut. Nach 3 Tagen autogener Entwicklung ist fast der gesamte Follikel mit Dotter angefüllt. Die Größe beträgt jetzt etwa $170 \times 250 \mu$. Die Ausdehnung der Oozytenkerne hat außerordentlich zugenommen. Die den großen Follikeln aufsitzenden kleineren (2. Generation) sind jetzt etwa 80μ im ϕ groß. Oozytenkern ($14 \mu \phi$) und Nährzellkerne ($13 \mu \phi$, zerteilter Nukleolus) sind deutlich zu unterscheiden. Die Epithelzellkerne messen $3 \mu \phi$. In den Follikeln der 3. Generation schließlich erkennt man Kerne von 6 bis 7μ Größe mit kompakten Nukleoli. Die Eientwicklung geht so rasch, daß nach $3\frac{1}{2}$ Tagen die Eier sich schon gestreckt und die Größe $150 \times 550 \mu$ erreicht haben. Die Farbe ist noch hellbraun. Die nächst jüngeren Follikel sind immer noch 80μ im ϕ groß und haben Eizellkerne von 16 bis 17μ (Abb. 16 d), Nährzellkerne von 13 bis 14μ (Abb. 16 e) und Epithelkerne von $3 \mu \phi$. Dotter ist noch nicht zu erkennen. Der Follikel der 3. Generation ist etwa $40 \times 55 \mu$ groß; Einzelheiten sieht man noch nicht. Nach 4 Tagen autogener Eientwicklung ist um einen Teil der Eier (Größe ohne Hülle $170 \times 700 \mu$) bereits die Gallerthülle sichtbar. Im 2. Follikel ($80 \times 125 \mu$) haben die Kerne jetzt folgende Abmessungen: Eizellkern 19μ , Nährzellkerne 16μ , Epithelzellkerne $3 \mu \phi$. In etwa einem Drittel jedes Follikels sieht man Dotter, nicht sehr dicht, aber doch schon große Stücke. Das Aussehen der Nukleoli der Nährzellkerne hat sich nicht weiter verändert. Im jüngsten Follikel erkennt man schon das Epithel, aber noch keine Differenzierung zwischen Ei- und Nährzellkernen. — Wie lange die Entwicklung dauert, bis die Eier ablagereif sind, konnte nicht festgestellt werden, weil ja unbefruchtete Eier nicht abgelegt werden. Man darf aber wohl annehmen, daß nach 5, bestimmt aber nach 6 Tagen die Eier normalerweise abgelegt werden. Die Größe vom 4. Tage, $170 \times 700 \mu$, scheint nicht mehr zuzunehmen. Die größten Eier, die in älteren Weibchen gefunden wurden, waren $200 \times 850 \mu$ groß (ohne Gallerthülle).

Während es bei autogenen *Culex* ja so ist, daß selbst solche Weibchen, die aus extremen Hungerkulturen stammen, wenn auch nur wenige, so doch immerhin ablagereife Eier entwickeln, ist es bei *Dixa* anders: bei als Larven nicht gut ernährten Tieren setzt, wohl infolge der geringen Nährstoffreserve, überhaupt kaum eine Entwicklung ein.

Nach den gemachten Erfahrungen scheint es schwierig zu sein, bei der Züchtung von *Dixa*-Larven die im Freiland herrschenden Bedingungen zu erreichen. Im Anfang fütterte ich die Larven, welche ja Oberflächenfilm-Weidetiere sind, mit trockenen, feinst gemahlenen Brötchen („Paniermehl“). Als ich dann in der Literatur die Bemerkung fand, daß *Dixa*-Larven gelegentlich auch räuberisch leben, versuchte ich es mit eiweißreicherem „Piscidin“ (feinste Sorte). Das Ergebnis war schlechter als mit dem ersterwähnten Futter und ich blieb dann bei einer Mischung von beiden, Weißbrot und Piscidin im Verhältnis 4:1. In jedem Fall wurden diejenigen Imagines, deren Larven einen Teil ihrer Entwicklungszeit in den Zuchtschalen durchgemacht hatten, nicht so groß wie solche, die aus im Freien gefangenen Puppen schlüpften. Je länger die in den Zuchtschalen verbrachte Entwicklungszeit war, um so kleiner wurden die Tiere. Dabei stellte ich fest: Unter einer bestimmten Größe erfolgt bei *Dixa* keine autogene Eientwicklung mehr. Um für die Messung der Körpergröße ein bequemes Objekt zu haben, wählte ich im Flügel die Länge der Zelle, die zwischen r_2 und r_3 liegt. Im Freien gefangene Puppen ergaben Imagines, bei denen diese Zelle $1,25 \text{ mm}$ lang war. Bei kleinsten Tieren aus den Zuchten ging diese Länge zurück bis auf $0,95 \text{ mm}$. Nach meinen Untersuchungen liegt die Grenze der autogenen Eientwicklung bei solchen Tieren, bei denen

dieses Maß 1,15 bis 1,16 mm beträgt. Tiere mit einer Flügelzellenlänge unter diesem Wert zeigten unentwickelte Follikel von recht gleichartigem Aussehen, gleichgültig auf welcher Altersstufe sie präpariert wurden. Die Größe der Follikel erreichte höchstens $100 \times 200 \mu$, die der Eizellkerne betrug 16 bis 20μ , die der Nährzellkerne 11 bis 16μ im ϕ . Dotter war höchstens in Spuren zu sehen.

Zu bemerken wäre noch, daß solche Dixa-Weibchen, die keine Entwicklung der Follikel zeigen, auch von vornherein ein viel kleineres Ovar angelegt haben. So enthielt z. B. das Ovar eines solchen Weibchens (r_2 - r_3 -Zelle = 0,96 mm) nur ganze 23 Follikel (ein normales Ovar enthält schätzungsweise 100 bis 150).

Während normalerweise die Alternative besteht, entweder Vollentwicklung oder gar keine, kam doch ein Ausnahmefall vor, wo die Entwicklung begonnen, dann aber anscheinend gestoppt wurde. Bei einem 10 Tage alten Weibchen (Flügelzelle 1,13 mm) waren die Follikel ($100 \times 120 \mu$) zu einem Drittel mit Dotter angefüllt, enthielten einen Oozytenkern von $34 \mu \phi$ und Nährzellkerne von 13 bis $19 \mu \phi$.

Interessant ist nun die Frage, ob Weibchen von unterernährten Dixa-Larven, d. h. solche, die unter der „Ovarentwicklungsgrenze“ von 1,15 mm (Länge der r_2 - r_3 -Zelle) liegen, durch Nahrungsaufnahme im Imaginalleben zur Ovarentwicklung zu veranlassen sind. Da hungernde Dixa-Tiere bei gebotener Gelegenheit sofort gierig Zuckerlösung aufsaugen (bis 8 Minuten lang!), war das leicht festzustellen. — Leider konnten bei diesem Versuch nur 2 Weibchen ausgewertet werden (Maße 1,04 bzw. 1,07 mm). Beide Tiere wurden 5 Tage nach dem Schlüpfen aus der Puppe mit Zuckerlösung gefüttert und 3 Tage später untersucht. Es zeigte sich, daß bei beiden Weibchen die Eientwicklung angeregt und so weit vorangeschritten war, wie es im Normalfall nach etwa 3 Tagen auch der Fall ist. Allerdings war die Zahl dieser halbfertigen Eier nicht hoch: im einen Fall 16, im anderen 12. Ob diese Eier zu Ende entwickelt worden wären, läßt sich natürlich nicht sicher sagen, ich möchte es aber — nach dem Umfang der Reservestoffe im Abdomen zu urteilen — unbedingt annehmen.

b) Chaoborus

Bei Chaoborus setzt die Eibildung schon recht früh ein. Die erste Untersuchung erfolgte daher am Ende des Larvenstadiums. Hier ist eine Unterscheidung des Follikelinhalts in Ei-, Nähr- und Epithelzellen noch nicht möglich. Die Follikel ($50 \times 100 \mu$ groß) enthalten Zellkerne von 10, 13, 16 und $22 \mu \phi$. Zu Beginn des Puppenstadiums findet man fast runde Follikel vor mit einem Durchmesser von 110 bis 140μ . Der Inhalt ist hier so, wie er bereits bei Dixa als „grützig“ beschrieben wurde. Nur in wenigen Fällen sieht man Einzelheiten: Der Oozytenkern (meistens $20 \mu \phi$) ist von den Nährzellkernen deutlich differenziert; einmal durch den kompakten Nukleolus — der Nukleolus der Nährzellkerne ist schon in Bruchstücke aufgeteilt — und zweitens durch die Größe (die Nährzellkerne sind bis 32μ groß). Auch hier ist der Eizellkern stärker lichtbrechend als die Nährzellkerne. Dotter ist noch nicht zu erkennen. Bei einer 1 bis $1\frac{1}{2}$ Tage alten Puppe ist das Bild klarer. Die Follikel sind kaum gewachsen (120 bis $160 \mu \phi$), aber es fällt auf, daß in diesen der Dotter schon ein Drittel des Inhalts ausmacht. Der Oozytenkern ($25 \mu \phi$) ist infolge seiner starken Lichtbrechung nicht zu übersehen; sein Nukleolus ist jetzt aufgegliedert. Die Nährzellkerne sind recht unterschiedlich groß (10 bis $37 \mu \phi$), die Kerne des Follikel-epithels (4 bis 6μ) auffallend deutlich. Die 2 Tage alte Puppe zeigt beim Follikel keine Größen-, nur Dotterzunahme.

Nur die Eizellkerne sind jetzt so groß wie die größten Kerne von Nährzellen (fast $40\ \mu\ \phi$). Ist die Puppe von *Chaoborus* 3 Tage alt, so nehmen die Ovarien bereits die Hälfte des ganzen Abdomens ein. Das Bild des herauspräparierten Ovars (Abb. 18) unterscheidet sich in keiner Weise von dem der Follikel aus einer frisch geschlüpften Imago: Größe der Follikel etwa $140 \times 165\ \mu$, etwas über die Hälfte mit Dotter gefüllt; Oozytenkern sehr gewachsen ($40\ \mu\ \phi$), Nährzellkerne sehr ungleich groß (16 bis $40\ \mu\ \phi$); Epithelkerne $6\ \mu\ \phi$. Die Dotterstücke erreichen bis $6\ \mu$ im ϕ . Nach 1 bis $1\frac{1}{2}$ Tagen Imaginalleben messen die sich autogen entwickelnden Eier $200 \times 250\ \mu$. Die Nährzellen sind am distalen Pol zusammengedrängt bzw. fast schon ganz aufgelöst. Nach etwa 2 Tagen hat sich die „Nährkammer“ ganz aufgelöst und das Ei sich gestreckt. Seine Größe beträgt nun etwa $200 \times 500\ \mu$. Auf diesem Stadium ist schon der Inhalt des jungen Follikels (2. Eigeneration) zu erkennen. Größenwerte: Follikel etwa $90 \times 120\ \mu$, Eizellkern $22\ \mu\ \phi$, Nährzellkern $20\text{—}28\ \mu\ \phi$, Epithelkerne $6\ \mu$. Die Nukleoli der Nährzellkerne sind aufgelöst; Dotter ist vorhanden, er nimmt etwa $\frac{1}{4}$ des jungen Follikels ein, ist aber noch sehr licht. Für diesen Entwicklungspunkt ist erwähnenswert, daß *Chaoborus*-Weibchen hier schon mit der Eiablage beginnen, sobald man sie durch Zerdrücken des Thorax oder durch Dekapitierung tötet. Der hierdurch anscheinend ausgelöste Reflex führt zumindest zur Ablage einiger Eier, meist jedoch ganzer Gelege.

Weil *Chaoborus* stenogam ist und also keine Begattung in der Gefangenschaft erfolgt, unterbleibt normalerweise auch die Eiablage. Man kann darum nicht feststellen, nach welcher genauen Zeit die Eier ablagereif sind. Ich möchte aber annehmen, daß dies nach 3 Tagen der Fall ist, denn ein Tier, das nach 6 Tagen präpariert worden war, enthielt Eier, die nicht größer waren als die, die (s. oben) schon nach 2 Tagen Entwicklung gefunden wurden ($170 \times 550\ \mu$ gegenüber $200 \times 500\ \mu$). In einem Ausnahmefall erfolgte die freiwillige Ablage eines sterilen Geleges auf das Fließpapier eines Zuchtbehälters; auch diese Eier maßen nicht mehr als $170 \times 500\ \mu$.

c) *Mochlonyx*

Mochlonyx hat, wie *Dixa*, 15 Nährzellen im Follikel und entwickelt seine Eier ohne jede Nahrungsaufnahme im Imaginalleben. Genau wie bei *Chaoborus* (*Corethra*) scheinen die Larven durch ihre räuberische Lebensweise genügend Gelegenheit zu haben, eiweißreiche Nährstoffe zu speichern. Die Imagines konnten nur 12 Tage lang im feuchten 1-Liter-Glas gehalten werden. Zur Aufnahme von Zuckerwasser waren sie nicht zu bewegen. Kurz nach dem Schlüpfen aus der Puppe haben die Follikel ovale Form und messen $130 \times 170\ \mu$ bis $140 \times 180\ \mu$. Etwa $\frac{1}{3}$ des Follikels ist mit Dotter angefüllt, in dem der Oozytenkern aber noch deutlich sichtbar ist. Dieser mißt $28\ \mu$ im ϕ und zeigt einen runden, kompakten Nukleolus im Zentrum. Weniger stark lichtbrechend als dieser Eizellkern sind die 15 Nährzellkerne; Größe: 20 bis $28\ \mu$. Die Nukleoli darin beginnen sich aufzulösen, haben Bumerang- und Kreuzform. Das Epithel erscheint als ungewöhnlich dicht, die Kerne sind 3 bis $5\ \mu$ im ϕ groß, ein kleiner Nukleolus ist deutlich sichtbar. Nach $3\frac{1}{2}$ Tagen Imaginalleben ist die Eibildung anscheinend schon abgeschlossen. Ich muß sagen anscheinend, denn weil *Mochlonyx* auch stenogam ist, unterblieb eine Eiablage, und so war auch ein Messen abgelegter Eier nicht möglich. Aber 12 Tage alte Weibchen, die, ohne abgelegt zu haben, dann eingingen, hatten Eier im Ovar, die den oben erwähnten, aus $3\frac{1}{2}$ Tagen alten Weibchen, vollkommen in der Größe glichen; diese betrug in beiden Fällen $220 \times 770\ \mu$.

d) *Aedes*

Aedes annulipes hat, wie auch alle anderen untersuchten *Aedes*-Arten, 7 Nährzellen im Follikel. Zur Eientwicklung ist immer die Aufnahme von Blut Bedingung. Der Versuch, aus großen Mengen eingefangener *Aedes*-Mücken einen autogenen Stamm zu isolieren, schlug fehl. Mischzuchten verschiedener *Aedes*-Larven wurden mit roher Leber gefüttert, die gierig gefressen und bis auf das Gefäßgerüst abgenagt wurde; autogene Mücken entwickelten sich aber nicht.

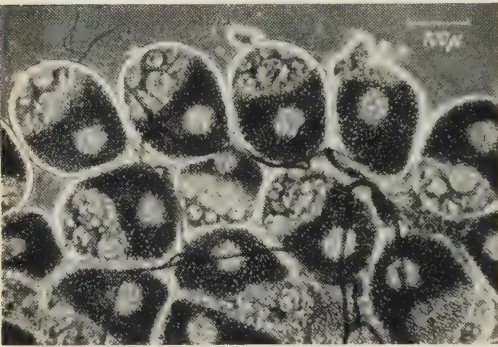


Abb. 18. Chaoborus; 3 Tage alte Puppe (gleich der frisch geschlüpften Imago).

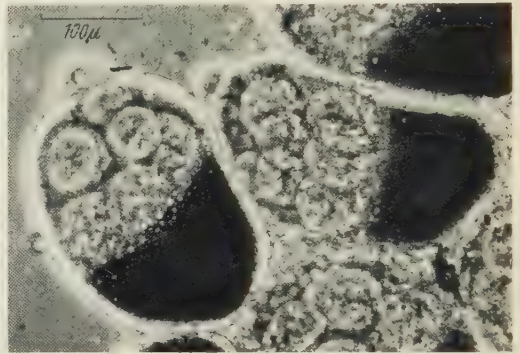


Abb. 19. *Aedes*, 24 Stunden nach Blutaufnahme.

Das aus der Puppe frisch geschlüpfte Weibchen zeigt ein noch sehr unentwickeltes Ovar. Die Kerne der Zellen im Follikel sind z. T. sogar noch oval anstatt rund und etwa $16\ \mu$ groß. Die zukünftigen Oozytenkerne sind nur in Ausnahmefällen schon zu erkennen. In diesem unentwickelten Stadium haben die Nukleoli aller Kerne selbstverständlich noch ihre kompakte Form, zeigten noch keinerlei Ausbuchtungen und sind 4 bis $5\ \mu$ im ϕ groß; einige Kerne enthalten 2 bis 3 Nukleoli. Bei einem jungfräulichen *Aedes*-Weibchen 24 Stunden nach der Blutaufnahme haben wir das Bild der

Abb. 19. Der Dotter nimmt fast schon die Hälfte ein vom Follikel, der etwa $200 \times 250\ \mu$ groß ist. Die Nährzellkerne sind sehr groß (47 bis $57\ \mu\ \phi$) und zeigen die starke Dotterproduktion durch die umgebenden Ringe feiner Körnchen deutlich an. Der große Oozytenkern ist nur noch ganz schwach zu erkennen. Die Epithelzellkerne sind 10 – $13\ \mu$ groß. Die nächst jüngeren Follikel messen $30 \times 65\ \mu$. 48 Stunden nach Blutaufnahme sind die stark mit Dotter angefüllten Follikel etwa $240 \times 350\ \mu$ groß. Hier beginnt die Resorption der

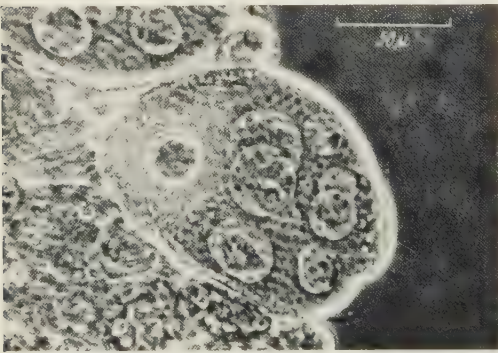


Abb. 20. *Anopheles*, altes Weibchen, das nicht zum Saugen kam.

Nährzellen. Nach 3 Tagen setzt die Streckung des Eies ein; das Ei ist dann etwas über $\frac{1}{2}$ mm (500μ) lang. Nach etwa 5 bis 6 Tagen liegt das Ei in seiner endgültigen Gestalt vor. Die Maße sind jetzt $280 \times 950 \mu$. Die Ablage erfolgt nach $6\frac{1}{2}$ Tagen bei solchen Tieren, die als Imagines gefangen und also begattet waren.

Zuckerwasser und Himbeersaft vermochten nicht, die Eientwicklung anzuregen. Das Endstadium sah in diesem Falle so aus: Follikel rundlich, etwa 160μ im ϕ groß; Oozytenkern $22 \times 28 \mu$, Nährzellkerne 35 bis $45 \mu \phi$, Epithelkerne $10 \mu \phi$. Dotter war nur in Spuren vorhanden.

e) *Anopheles maculipennis*

Weil die Eientwicklung dieser Mücke am besten bekannt ist, sollen hier, zum Vergleich besonders mit *Culex* und *Aedes*, nur zwei Stadien beschrieben werden: das Ovar der frisch geschlüpften Imago und das der alten Imago, die nicht zum Saugen gekommen ist. Im Ovar einer frisch geschlüpften *Anopheles* sind die Follikel im Gegensatz zu *Aedes* schon recht weit entwickelt, messen etwa $80 \times 100 \mu$ und enthalten 7 Nährzellen mit Kernen von 12 bis $20 \mu \phi$, die schon aufgegliederte, niemals mehr kompakte Nukleoli besitzen. Die Follikel ähneln also sehr denen der autogenen *Culex*-Form zum entsprechenden Zeitpunkt. Die Oozytenkerne sind meistens deutlich davon differenziert: stärker lichtbrechend, kleiner und oval (etwa $10 \times 13 \mu$), mit einem gewöhnlich noch geschlossenen, manchmal auch ringförmigen oder vacuolisierten Nukleolus. Die weiteste Entwicklung, die ohne Blutnahrung erfolgt, zeigt Abb. 20. Die etwa $90 \times 100 \mu$ großen Follikel enthalten Nährzellkerne, deren Größe von 13 bis 28μ schwankt und Oozytenkerne von $15 \mu \phi$ (Epithelkerne 3μ). Gegenüber dem Ovar einer soeben geschlüpften Mücke haben wir hier nur wenig größere Follikel und wenig größere Nährzellkerne; unterschiedlich dagegen ist die Gestalt des Oozytenkern-Nukleolus — dort noch kompakt, hier aufgelöst wie in den übrigen Kernen und natürlich hier das Vorhandensein von wenig Dotter.

Sämtliche untersuchten Mücken lassen sich in die zwei großen Gruppen einteilen:

1. Nichtautogene: *Aedes*, *Culex* (nichtautog.), *Anopheles*.

2. Autogene: *Dixa*, *Chaoborus*, *Mochlonyx* und *Culex* (autog.).

Wenn man die Gattungen der ersten Gruppe hinsichtlich der Eientwicklung miteinander vergleicht, so ergibt sich das folgende Bild. Zu Beginn des Imaginallebens — also gleich nach dem Schlüpfen der weiblichen Imago aus der Puppe — zeigen die Zellen innerhalb des *Aedes*-Follikels noch keinerlei Differenzierung in Eizellkern und Nährzellkerne und noch nicht einmal eine Ausbildung des Follikelepithels. — Dagegen enthalten die Follikel des nichtautogenen *Culex* zu diesem Zeitpunkt deutlich von den Nährzellkernen differenzierte Eizellkerne und auch ein Epithel. Die Nukleoli der Eizellkerne sind noch kompakt, die der Nährzellkerne gewöhnlich auch, doch beginnt sich die Auflösung wohl schon anzubahnen. — *Anopheles maculipennis* zeigt dann den weitesten Grad von Entwicklung, da hier die Nährzellen schon viel weiter entwickelt sind: die Kerne sind größer und enthalten Nukleoli, die bereits recht weit aufgegliedert sind. — Wenn man dann die Zeiten vergleicht, die diese Gattungen zur Eibildung benötigen, nachdem sie Blut gesogen haben, dann sollte man meinen, daß der Vorsprung, den *Culex* gegenüber *Aedes* zum Zeitpunkt des Schlüpfens hat, sich auch hierbei bemerkbar macht: bei etwa 22° C benötigt *Aedes* $6\frac{1}{2}$ Tage, *Culex* dagegen nur $4\frac{1}{2}$. *Anopheles* paßt mit $5\frac{1}{2}$ Tagen allerdings nicht gut in diese Überlegung.

In der zweiten Gruppe — der der autogenen Gattungen — ist ein Vergleich auf Grund der Dauer der Eibildung nicht möglich. Denn das Ende derselben ist ja die Ablage der Eier, die bei Laborzuchten aber normalerweise wegfällt, weil die Weibchen, die aus Larven aufgezogen werden, nicht begattet sind. Man muß also willkürlich einen Grad der autogenen Entwicklung herausgreifen und fragen, zu welchem Zeitpunkt dieser Grad von den verschiedenen Gattungen erreicht wird. Nehmen wir dazu das Stadium, wo der erste Follikel etwa zu $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ mit Dotter angefüllt ist, dann sehen wir folgendes: *Dixa* und der autogene *Culex* haben dieses Entwicklungsstadium etwa gleichzeitig erreicht, und zwar nach $1\frac{1}{2}$ Tagen Imaginalleben. *Mochlonyx* zeigt diesen Grad der Entwicklung bereits kurz nach dem Schlüpfen aus der Puppe und *Chaoborus* sogar schon dann, wenn er erst $\frac{2}{3}$ der Puppenruhe hinter sich hat.

E. Zusammenfassung

Bei *Culex*-Weibchen wurde die autogene Eibildung mit der normalen verglichen. Es wurde versucht, morphologische Unterschiede festzustellen, die sich für eine Bestimmung der Formen in der Praxis eignen. Verglichen wurden Stämme aus Laboratoriumszuchten, die den autogenen bzw. nichtautogenen Charakter in reiner Form zeigten. Diese Stämme wurden unter gleichen Bedingungen aufgezogen. Frisch geschlüpfte, autogene Weibchen können gewöhnlich schon am dickeren, fettreicheren Abdomen von nichtautogenen unterschieden werden. Die Larvalentwicklung der autogenen *Culex*-Mücken dauert bei 23° C $2\frac{1}{2}$ Tage länger als die der nichtautogenen, die eine durchschnittliche Entwicklungsdauer von 10 Tagen haben. Die autogene Eibildung setzt bei den autogenen Weibchen der Gattung *Culex* in jedem Fall ein, auch wenn die Larven aus Hungerzuchten stammen. Bei *Culex* ist die autogene Eibildung (aus Reservestoffen) nach 6 Tagen abgeschlossen (23° C), und die Gelege werden dann abgesetzt. Die Eibildung auf Grund einer Blutmahlzeit sowohl bei der nichtautogenen als auch bei der autogenen Form erfordert $4\frac{1}{2}$ Tage.

Der feinere Aufbau sowie die Entwicklung der Follikel wurden mit Hilfe des Phasenkontrastverfahrens untersucht, das in diesem Falle die übliche histologische Technik ersetzen konnte. In den Follikeln der frisch geschlüpfte *Culex*-Mücke sind die Kerne der zukünftigen Eizelle von denen der Nährzellen deutlich differenziert. Mit fortschreitender Entwicklung der Follikel verändert sich in den Nährzellen auffällig der Nukleolus. Dieser ist zuerst rund, wird später lappig, gliedert sich bandartig auf und liegt schließlich in feingranulierter Form vor. Frisch geschlüpfte Weibchen der nichtautogenen und der autogenen *Culex*-Form sind im Ovar recht deutlich zu unterscheiden. Bei autogenen Mücken sind die Follikel und deren Kerne größer, die Nukleoli der Nährzellkerne weitgehend aufgelöst. Auf der Suche nach weiteren Unterschieden zwischen beiden *Culex*-formen wurde die Eiröhrenzahl bei autogenen und nichtautogenen Weibchen bestimmt und festgestellt, daß die autogene Form 27 % weniger Follikel im Ovar enthält als die nichtautogene.

Vergleichsweise zu der Eientwicklung von *Culex* wurde die von *Dixa aestivalis*, *Chaoborus crystallinus*, *Mochlonyx culiciformis*, *Aedes annulipes* und *Anopheles maculipennis* untersucht. *Dixa*, *Chaoborus* und *Mochlonyx* entwickeln das erste Gelege ohne jede Nahrungsaufnahme im erwachsenen Zustand, d. h. sie sind autogen. Die Eientwicklung von *Dixa* entspricht annähernd der beim autogenen *Culex*. Lag die Körpergröße der Imagines mehr als 8 % unter der (Freiland-) Normalgröße, so setzte keine

autogene Eibildung mehr ein. Die autogene Eibildung bei *Chaoborus* beginnt schon so frühzeitig, daß bereits im ersten Drittel des Puppenstadiums die Dotterbildung einsetzt und zum Zeitpunkt der Geburt der Imago die Follikel schon mehr als zur Hälfte mit Dotter angefüllt sind. Nach 2 Tagen Imaginalleben haben die Eier ihre volle Größe erreicht und zeigen schon die typische Gallerthülle. Die Eibildung von *Mochlonyx* scheint sich von der bei *Chaoborus* kaum zu unterscheiden. *Aedes* war die einzige Gattung, bei der zur Zeit des Schlüpfens der Imago noch kein Follikelepithel vorhanden und der Oozytenkern noch nicht differenziert war. Die Eibildung beansprucht $6\frac{1}{2}$ Tage gegenüber $4\frac{1}{2}$ Tagen bei *Culex* nach Blutnahrung. Der Zustand der Follikel von *Anopheles* gleicht zu Beginn des Imaginallebens dem derjenigen des autogenen *Culex*, d. h., die Nukleoli der Nährzellkerne sind schon weitgehend aufgegliedert.

Abstract

The *Culex pipiens* complex consists of different forms, one of which is able to build, but only once, an egg raft out of body substances stored during the larval stages. This form therefore is called "autogenous". For the other form, the "non-autogenous" one, the egg-formation and deposition of egg rafts is contingent to a blood meal. After the first oviposition the autogenous form must have a blood-meal for further propagation as well.

Culex strains of the autogenous type were raised in the laboratory under equal conditions with non-autogenous. As a rule, newly hatched autogenous females showed a more voluminous abdomen than non-autogenous females. The average duration of the larval stage was $12\frac{1}{2}$ days for autogenous *culex* and only 10 days for non-autogenous. Autogenous females, even when raised on scanty food in the larval stage, always produced autogenous eggs, and deposited egg rafts after 6 days. Egg production following a blood meal took $4\frac{1}{2}$ days in autogenous and non-autogenous females. The average number of eggs in autogenous rafts was 60 to 80 and in non-autogenous 250 to 300.

The growth and finer structure of the ovaries was studied by phase-contrast microscopy which, for this purpose perfectly replaces the regular histological technique. Immediately after hatching the ovaries of autogenous females contrasted against those of non-autogenous by the larger size of the follicles and their nuclei, also by the dissolved nucleoli of the nurse cells. The egg tubes of autogenous females contained 27 per cent less follicles than those of non-autogenous.

In order to compare the egg-formation of *culex* with those of related genera, *Aedes*, *Anopheles*, *Mochlonyx*, *Chaoborus*, and *Dixa* have been studied complementary.

Schrifttum

- Bauer, H.: „Die wachsenden Oozytenkerne einiger Insekten in ihrem Verhalten zur Nuklealfärbung.“ *Z. Zellforsch.* **18**, 254—298, 1933. — De Boissezon, P.: „Remarques sur les conditions de la reproduction chez *Culex pipiens* pendant la période hivernale.“ *Bull. Soc. Path. exot. Paris* **22**, 549—553, 1929. — Ders.: „Contribution à l'étude de la biologie et de l'histo-physiologie de *Culex pipiens* L.“ *Archives de Zool.* **70**, 281—431, 1930. — De Buck, A.: „Beitrag zur Rassenfrage bei *Culex pipiens*.“ *Z. angew. Entom.* **22**, 242—252, 1935. — Callot, J.: „Etude sur quelques souches de *Culex pipiens* L. (sensu lato) et sur leurs hybrides.“ *Ann. Parasit. hum. comp.* **22**, 380—393, 1947. — Forskål, P.: „Descriptiones Animalium Avium, Amphibiorum, Piscium, Insectorum, Vermium, quae in itinere orientali observavit.“ *Hauniae*, 1775. — Heymons, R.: „Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia* (Blatta) germanica L.“ *Z. f. wissensch. Zool.* **53**, 1892. — Hecht, O.: „Blutnahrung, Erzeugung der Eier und Überwinterung der Stechmückenweibchen.“ *Arch. Schiffs- u. Trop. Krkh.* **37**, Beiheft Nr. 3, 1—87, 1933. — Huff, C. G.: „Ovulation requirements of *Culex pipiens*.“ *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Woods Hole*, **56**, 347—350, 1929. — Jobling, B.: „On two subspecies of *Culex pipiens* L. „Diptera“. *Trans. Roy. Ent. Soc. London* **87**, 193—216, 1938. — Laven, H.: „Reziprok unterschiedliche Kreuzbarkeit von Stechmücken (Culicidae) und ihre Deutung als plasmatische Vererbung.“ *Z. ind. Abst. u. Vererb.* **85**, 118—136, 1953. — MacGregor, M. E.: „The occurrence of Roubaud's race autogene in a German strain of *Culex*

pipiens in England." Trans. Roy. Soc. trop. med. London **26**, 307—314, 1932. — Marshall, J. F.: „The British Mosquitoes." London (Brit. Mus.), 1938. — Martini, E.: „Culicidae" in Lindner, „Die Fliegen der paläarktischen Region." 1929/31. — Mattingly, P. F. a. o.: „The Culex pipiens Complex." Trans. Roy. Ent. Soc. **102**, 331—382, 1951. — Nath, V.: „Egg-follikel of Culex." Quart. J. microsc. Sci. **69**, 151—175, 1925. — Natvig, L. R.: „Culicini; Contributions to the knowledge of the Danish and Fennoscandian mosquitoes." Norsk Entomologisk Tidsskrift, Suppl. I, 1948. — Neumann, R. O.: „Brauchen die Stechmücken zur Reifung ihrer Eier Blut als Nahrung?" Arch. Sch. u. Trophyg. **16**, 27—30, 1912. — Nicholson, A. J.: „The development of the ovary and ovarian egg of a mosquito, Anopheles maculipennis Meig." Quart. J. microsc. Sci. **65**, 365, 1921. — Roubaud, E.: „Cycle autogène d'attente et generations hivernales suractives inapparentes chez le moustique commun, Culex pipiens L." C. r. Acad. Sci. Paris **188**, 735—738, 1929. — Ders.: „Sur l'existence de races biologiques génétiquement distinctes chez le moustique commun Culex pipiens L." C. r. Acad. Sci. Paris **191**, 1386—1388, 1930. — Roubaud, E. u. Gaschen, H.: „Differenciation des races biologiques de Culex pipiens par l'adaptation larvaire aux milieux ammoniacoux." Bull. Soc. Path. exot. **25**, 1053—1058, 1932. — Roubaud, E. u. Mezger: „Influence du sang d'oiseau sur la fécondité du moustique commun Culex pipiens L." Bull. Soc. Path. exot. **27**, 666—668, 1934. — Shute, P. G.: „Mosquitoes in London." Monthly Bull. Ministry of Health, Nov. 1949, 228—231, 1949. — Tate, P. u. Vincent, M.: „The biology of autogenous and anautogenous races of Culex pipiens L." Parasitology **28**, 115—145, 1936. — Vincent, M.: „Some observations on the biology of a Hungarian strain of Culex pipiens L." Arb. ung. biol. Forsch. Inst., **6**, 119—122, 1933. — Von Wissel, H.: „Die Culicidae der Umgebung von Erlangen." Staats-examensarbeit, Zool. Inst. d. Univers. Erlangen, 1951. — Weidling, K.: „Die Beeinflussung von Eiröhrenzahl und -größe einiger Dipteren durch Hunger im Larvenstadium . . ." Z. angew. Ent. **14**, 69—85, 1929. — Weyer, F.: „Untersuchungen zur Rassenfrage bei Anopheles maculip. in Nordwestdeutschland." Zentralbl. f. Bakt., Parasit.kde. u. Infekt. Abt. I. **127**, 397—417, 1933. — Weyer, F.: „Versuche zur Eiablage ohne vorherige Blutnahrung bei Culex pipiens L." Verh. Deutsch. Zool. Ges. **1934**, 146—152, 1934 a. — Weyer, F.: „Der Einfluß der Larvalernährung auf die Fortpflanzungsphysiologie verschiedener Stechmücken." Arch. Schiffs- und Trop. Hyg. **38**, 394 bis 398, 1934 b. — Weyer, F.: „Die Rassenfrage bei Culex pipiens in Deutschland." Z. Parasitenkde. **8**, 104—115, 1935. — Wigglesworth, V. B.: „The storage of protein, fat, glycogen and uric acid in the fat body and other tissues of mosquito larvae." J. Exper. Biol. **19**, 56—77, 1942. — Woke, P. A.: „Comparative effects of blood of man and of canary on egg production of Culex pipiens." J. Paras. **23**, 311—313, 1937. — Zernike, F.: „Das Phasenkontrastverfahren bei der mikroskopischen Beobachtung." Z. techn. Physik **16**, 454—455, 1935.

Anschrift des Verfassers: Dr. F. K. Möllring, Carl Zeiss, Abt. f. Mikroskopie, Oberkochen/Württ.

LEBENS LAUF

Am 20. Oktober 1926 wurde ich, Friedrich Karl Möllring, als Sohn des Bautechnikers Karl Möllring und seiner Ehefrau Erna, geborene Otte, in Kleinilsede, Kreis Peine (Hannover), geboren. Nach Besuch der dortigen Volksschule kam ich Ostern 1936 auf die Städtische Oberschule für Jungen in Peine, wo ich — nach Unterbrechung durch den Krieg — 1947 das Abitur bestand. Im Herbst 1947 wurde ich an der Universität Göttingen immatrikuliert und studierte Biologie, Physik und Chemie. Zum Sommer-Semester 1950 wechselte ich zur Universität Hamburg, wo ich am 1. Februar 1954 das Diplom-Examen bestand. Nach weiteren zwei Semestern an der Universität Erlangen habe ich dort am 20. Juli 1955 promoviert. Seit dem 1. Oktober 1954 bin ich als wissenschaftlicher Mitarbeiter bei der Firma Carl Zeiss, Oberkochen, Abteilung für Mikroskopie, angestellt.

